00087816

Digitized with financial assistance from the
Government of Maharashtra
on 05 October, 2018

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

SEPTIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

SEPTIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME CINQUIÈME

PARIS

G. MASSON, ÉDITEUR

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

Boulevard Saint-Germain et rue de l'Éperon

En face de l'École de médecine

1887

00087816

RECHERCHES

SUR

L'ENROULEMENT DES VRILLES

Par M. LECLERC DU SABLON

De nombreux travaux ont été publiés sur les causes et le mécanisme de l'enroulement des vrilles. Les auteurs qui se sont occupés de cette question l'ont surtout traitée au point de vue de la morphologie et de la physiologie externes. Mais les causes internes de l'enroulement, le rapport qui peut exister entre la structure d'une vrille et sa sensibilité, ont été l'objet d'études bien moins nombreuses. C'est cette partie de l'histoire des vrilles que je me suis proposé d'étudier dans ce travail.

Puisque tous les organes ne sont pas sensibles au contact, il y a lieu de rechercher s'il n'existe pas dans la structure des vrilles quelque particularité corrélative de leur sensibilité. D'un autre côté, le mécanisme même de l'enroulement est un problème intéressant qui n'est pas encore résolu d'une façon définitive. La première partie de ce travail sera donc consacrée à l'étude de l'anatomie comparée des vrilles et la seconde à celle du mécanisme de leur enroulement

Dans une question aussi controversée que celle qui va être traitée, il est indispensable de donner d'abord un résumé des travaux publiés. C'est d'autant plus utile, dans le cas des vrilles, que presque tous les auteurs que j'aurai à citer ont contribué aux progrès de la science relativement à la question qui nous occupe.

I

HISTORIQUE

Dutrochet (1) est parmi les auteurs qui se sont occupés les premiers du mécanisme de l'enroulement. Il réunissait dans une même catégorie de faits, et expliquait par une même hypothèse, l'enroulement des vrilles, celui des plantes volubiles, le sommeil des feuilles et des fleurs, les mouvements de la Sensitive, etc. Pour lui, la solution de tous ces problèmes de physiologie n'était qu'une application des phénomènes d'endosmose et d'exosmose qu'il avait découverts. Lorsqu'une vrille se recourbait, c'est que l'endosmose avait été plus considérable et par conséquent la turgescence plus grande dans les cellules de la partie convexe que dans celles de la partie concave.

Mais à quoi était due cette différence d'endosmose? Pour répondre à cette question, Dutrochet invoquait à la fois la structure spéciale des tiges volubiles ou des vrilles et l'action de la lumière. Il avait remarqué que dans l'écorce et la moelle des organes en question, les cellules vont en diminuant de diamètre du centre vers la périphérie; et, d'autre part, il considérait comme un résultat de l'expérience que, dans un pareil cas, ce sont les cellules les plus grandes qui acquièrent, par endosmose, la force de turgescence la plus grande. Ceci posé, supposons qu'une vrille soit au contact d'un support; la face opposée à ce support recevra seule de la lumière, la transpiration sera donc plus active et par conséquent la turgescence moindre sur cette face. L'équilibre sera ainsi rompu et la vrille prendra la forme que lui donnera sa partie plus turgescente qui est au contact du support; or cette partie, consi-

(1) *Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des animaux et des végétaux.* Paris, 1837.

dérée isolément, a, par suite des dimensions relatives de ses cellules, une tendance à se recourber de façon que la partie périphérique soit sur le côté concave. L'ensemble de la vrille suivra donc ce mouvement et se recourbera vers le support. Dutrochet attribuait aux fibres un rôle secondaire dans ces mouvements; il supposait qu'elles deviennent turgescentes et se recourbent sous l'action des gaz et en particulier de l'oxygène; je n'insisterai pas sur cette partie un peu obscure de sa théorie. On verra que certaines idées de Dutrochet sur la turgescence ont été adoptées dans ce travail; pour ce qui a rapport à l'action de la lumière, l'opinion de l'illustre savant est plus difficile à accepter, et c'est probablement pour cette raison que la première partie de l'explication n'a pas joui, parmi les botanistes, de toute la faveur qu'elle me paraît mériter.

Les idées de Dutrochet furent reprises, en 1858, par M. Isidore Léon (1). Le travail de ce botaniste relatif aux tiges volubiles et aux vrilles n'ajoute rien d'essentiel aux notions qui viennent d'être résumées.

Hugo Mohl (2) fit une distinction essentielle entre les tiges volubiles et les vrilles, ces dernières seules étant sensibles c'est-à-dire se recourbant sous l'influence d'un contact. Pour ce qui concerne le mécanisme de l'enroulement, il pensait que c'était à l'inégalité d'accroissement des deux faces qu'était due la courbure des vrilles. Nous verrons que cette manière de voir a été universellement adoptée et qu'elle est encore maintenant classique.

Dans un travail peu connu sur les Cucurbitacées, Bianconi (3) rapporte quelques intéressantes observations d'anatomie. Il signale la présence constante, sur la face concave de la vrille, d'une lame fibreuse opposée à un tissu cellulaire abondant sur la face convexe. Il est probable que la couche

(1) *Bulletin de la Société botanique de France*, t. V, p. 679.

(2) *Ueber den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen.* Tübingen, 1827.

(3) *Alcune ricerche sui capreoli delle Cucurbitacee.* Bologne, 1855.

fibreuse, à laquelle Bianconi fait allusion, n'est autre que la couche de fibres péricycliques qu'on retrouve chez toutes les Cucurbitacées. On verra l'intérêt que peut présenter cette observation lorsqu'on l'étend aux vrilles autres que celles des Cucurbitacées.

Darwin (1) est certainement le naturaliste dont les travaux sur les vrilles ont eu le plus de retentissement. Son ouvrage sur les plantes grimpantes renferme un nombre très considérable d'observations; mais l'étude est surtout faite au point de vue de la morphologie externe. Les différentes circonstances du mouvement de circumnutation que les vrilles exécutent soi-disant à la recherche d'un support, la façon dont ces vrilles s'accrochent d'abord au support puis s'en saisissent solidement, en un mot, toutes les dispositions qui peuvent aider la plante à grimper sont décrites avec le plus grand détail dans l'ouvrage de Darwin. Mais, à l'égard du mécanisme même de l'enroulement, le naturaliste anglais se tient sur la réserve, et n'admet qu'avec quelques restrictions l'opinion généralement adoptée. « Relativement aux moyens à l'aide desquels ces derniers mouvements s'effectuent, dit-il (p. 261), on ne peut guère douter, d'après les recherches de Sachs et H. de Vries, qu'ils ne soient dus à une inégalité d'accroissement; mais, d'après les raisons que j'ai données, je ne saurais croire que cette explication s'applique aux mouvements rapides dus à un contact délicat. »

M. H. de Vries a publié sur les vrilles une série de Mémoires relatifs surtout à la famille des Cucurbitacées (2). Le premier de ces Mémoires est consacré à des mesures exécutées sur les deux faces de vrilles avant et après leur enroulement. Le prin-

(1) *On the movements and Habits of climbing plants* (*Journal of the Linnean Society*, 1867, p. 1, 118; traduction française, Paris, 1877).

(2) *Langenwachsthum der Ober und Unterseite sich krummender Ranken* (*Arbeiten des botanischen Instituts in Würtzburg*, t. I, p. 302). — *Sur les causes des mouvements auxotoniques des végétaux* (*Archives néerlandaises*, t. XV, p. 225). — *Sur l'injection des vrilles comme moyen d'activer leurs mouvements* (*Ibid.*, p. 267). — *Ueber die inneren Vorgänge bei den Wachsthumskrummungen mehrzelliger Organe* (*Botanische Zeitung*, 1879, n° 51).

cipal résultat de ces mesures est de fournir des données précises sur les différences de longueur des deux faces après l'enroulement. Pendant l'enroulement, la face convexe s'est accrue beaucoup plus vite que s'il n'y avait pas eu excitation, tandis que la face concave s'est accrue moins vite, quelquefois même M. de Vries a remarqué qu'elle se raccourcissait. La conclusion que l'auteur tire de ces observations est que c'est à l'inégalité de croissance qu'est dû l'enroulement des vrilles.

M. de Vries a remarqué que les vrilles trempées dans l'eau deviennent plus sensibles et s'enroulent plus facilement; il explique ce résultat par l'accélération de croissance produite par l'eau. A ce propos, il parle de la turgescence des cellules, mais d'une façon toute différente que ne l'avait fait Dutrochet et que je le ferai moi-même. Il y a lieu, à ce sujet, de donner quelques explications. M. de Vries assimile le mécanisme de l'enroulement des vrilles à celui des mouvements géotropiques ou héliotropiques, et c'est pour expliquer l'accroissement d'une façon générale qu'il invoque la turgescence des cellules. Dans cette manière de voir, la turgescence produit l'accroissement, lequel, à son tour, est la cause immédiate de la courbure. Il pourrait se faire, au contraire, que la courbure fût la conséquence directe de la turgescence et que la croissance n'intervînt que plus tard pour fixer le changement de forme.

M. J. Sachs professe les mêmes idées que M. de Vries; il a même observé que les cellules de la face convexe d'une vrille enroulée sont beaucoup plus longues que celles de la face concave. Au moins chez les Cucurbitacées, ce fait me paraît très contestable; il suffit de faire une coupe longitudinale dans une vrille enroulée, pour s'assurer que les cellules du côté concave sont beaucoup plus longues que celles du côté convexe. Je ne veux pas dire par là que les cellules du côté concave se soient plus allongées pendant l'enroulement, je constate seulement les longueurs relatives des cellules après l'enroulement. M. Sachs a montré que l'enroulement des vrilles était indépendant de la lumière et pouvait fort bien s'effectuer dans

l'obscurité; ses expériences sur ce sujet réfutent la théorie de Dutrochet, dont j'ai donné un résumé.

Dans un travail étendu sur la sensibilité des végétaux (1), M. Pfeffer signale un grand nombre de faits intéressants relatifs à l'enroulement des vrilles. En recherchant quelle pouvait bien être la cause de la sensibilité, cet auteur a trouvé, dans la paroi externe de l'épiderme des faces sensibles, de petites cavités où le protoplasma peut pénétrer. Cette particularité, que d'ailleurs on ne rencontre pas dans beaucoup de vrilles sensibles, pourrait bien, d'après M. Pfeffer, être en rapport avec la sensibilité.

Enfin, cette année même, M. P. Duchartre (2) a publié deux notes concernant les vrilles des Cucurbitacées; ses premières observations sont relatives à l'aspect que présentent les vrilles dans le bourgeon; dans un certain nombre d'espèces, les vrilles sont enroulées pendant la période gemmaire, tandis que dans d'autres, plus nombreuses, elles sont rectilignes. Puis M. Duchartre aborde la question des causes de l'enroulement; il admet la théorie de l'inégalité de croissance des deux faces et cherche dans l'anatomie des vrilles les causes qui peuvent bien favoriser cette inégalité. Or, dans la vrille du *Cucurbita Pepo*, qu'il prend pour exemple, les faisceaux sont rangés en demi-cercle du côté de la face concave, tandis que la face convexe est occupée par du parenchyme. C'est à cette disposition des tissus que M. Duchartre attribue l'inégalité de croissance qui produit l'enroulement.

J'avais terminé mes observations sur les vrilles, lorsque a paru un Mémoire de M. Otto Müller (3) relatif aux vrilles des Cucurbitacées. Cet auteur ne pense pas que l'inégalité de croissance des deux faces suffise pour expliquer l'enroule-

(1) *Zur Kenntniss der Kontactreize* (*Untersuchungen des botanischen Instituts zu Tübingen*, 1885).

(2) *Observations sur les vrilles des Cucurbitacées* (*Bulletin de la Société botanique de France*, t. XXXIII, p. 10-19 et 157-169; 1886).

(3) *Untersuchungen über die Ranken der Cucurbitaceen* (*Beiträge zur Biologie der Pflanzen*, t. IV, Heft 2, p. 97. Breslau, 1886).

ment, et voit dans la symétrie bilatérale des vrilles des Cucurbitacées la cause première de l'enroulement. On pourrait objecter à M. Müller non seulement que bon nombre d'organes à symétrie bilatérale ne s'enroulent pas, mais encore que certaines vrilles, telles que celles de la Vigne, sont symétriques par rapport à un axe et cependant s'enroulent fort bien. Quelle que soit la valeur des explications de M. Müller, il est à noter que, depuis Dutrochet, personne n'avait encore signalé d'une façon aussi nette l'insuffisance de la théorie de l'accroissement.

II

ÉTUDE ANATOMIQUE DES VRILLES

Divers mouvements des vrilles. — Les mouvements qu'effectue une vrille, depuis le moment où elle sort du bourgeon jusqu'à celui où elle est solidement attachée à un support, sont nombreux et de nature fort différente; il convient donc, avant d'étudier en particulier l'un de ces mouvements, de le distinguer avec soin des autres. Prenons pour exemple le cas du *Bryonia dioica*, qui me paraît présenter le maximum de complication.

Lorsque la vrille est encore dans le bourgeon, elle est enroulée en spirale de telle sorte que la face convexe sera concave dans l'enroulement autour d'un support; mais à mesure que le bourgeon se développe, la petite vrille se redresse et elle est devenue complètement rectiligne avant d'avoir atteint le tiers de sa longueur. Ce premier mouvement, sur lequel M. Duchartre a récemment appelé l'attention, s'accomplit toujours régulièrement, sans être soumis en quoi que ce soit à des conditions extérieures; il me paraît avoir pour cause unique la différence de croissance qu'éprouvent les deux faces de la vrille; c'est d'ailleurs l'opinion de M. Du-

chartre et des autres auteurs qui se sont occupés de cette question. Les choses se passent exactement comme dans le redressement des feuilles circinées des Fougères ou dans l'épanouissement d'un bourgeon dont les feuilles sont d'abord repliées les unes sur les autres. On a donc affaire à un phénomène normal d'accroissement et non à un mouvement, dans le sens qu'on attribue ordinairement à ce mot.

La vrille une fois redressée se trouve animée d'un mouvement de circumnutation dont un des effets utiles à la plante est d'amener la face sensible au contact d'un support. Ce mouvement est de même nature que celui que présente le sommet végétatif de presque toutes les tiges, et on lui attribue généralement pour cause la différence de croissance des diverses faces de la vrille. Darwin et d'autres observateurs ont fait du mouvement de nutation des vrilles une étude très circonstanciée, sur laquelle je n'ai pas l'intention de revenir.

Parlons maintenant d'un mouvement d'une nature toute différente ; lorsque la vrille arrive au contact d'un corps étranger de forme convenable, elle se recourbe d'abord et s'enroule ensuite autour du support qu'elle s'est ainsi donné. Dans ce cas, on voit que le mouvement de la vrille a été provoqué par le contact d'un corps étranger, et l'on sait d'ailleurs qu'il n'aurait pas eu lieu sans ce contact. L'enroulement ne se produit donc pas dans les mêmes conditions que les autres mouvements ; il nécessite l'intervention d'un corps étranger. C'est à cette propriété des vrilles de s'enrouler sous l'influence du contact qu'on a donné le nom de sensibilité, et c'est seulement l'étude de ce dernier mouvement qui doit faire l'objet de ce travail.

Les vrilles peuvent présenter encore un autre mouvement, sur lequel je dirai quelques mots à la fin de ce mémoire : je veux parler de la contraction héliçoïde des parties non enroulées autour d'un support. Cette contraction ou enroulement héliçoïde se produit dans deux circonstances : 1° lorsqu'une vrille est arrivée au terme de son développement sans avoir atteint un support, elle finit par s'enrouler

en hélice sur toute sa longueur; la base de la vrille reste seule rectiligne dans quelques espèces; 2° lorsque l'extrémité d'une vrille s'est enroulée autour d'un support, la partie non enroulée ne tarde pas à se contracter en spirale. Je montrerai dans un chapitre spécial en quoi ces deux mouvements diffèrent de l'enroulement proprement dit autour d'un support.

Caractère anatomique des vrilles. — Avant d'étudier d'une façon générale les causes de l'enroulement des vrilles, il est nécessaire de se livrer à une étude détaillée des différentes sortes de vrilles. Je commencerai donc par passer en revue les principales familles renfermant des plantes à vrilles, pour étudier l'anatomie et les particularités les plus intéressantes de ces organes. J'étudierai la structure surtout dans ses rapports avec l'enroulement, afin de rechercher la relation qui peut exister entre la sensibilité d'une région et sa structure. L'examen des principaux types de vrilles bien caractérisées nous montrera que cette relation existe; il résultera de l'étude spéciale des vrilles dans les différentes familles que la sensibilité d'une face est en rapport avec le nombre des cellules très allongées ou des fibres qui se trouvent dans le voisinage de cette face. On verra que près des faces sensibles se trouvent des fibres très allongées et à parois très minces avant l'enroulement; les cellules allongées annoncent une sensibilité moindre et les cellules courtes une sensibilité nulle ou presque nulle. Nous remarquerons de plus que la courbure est toujours produite par l'antagonisme de ces fibres ou cellules allongées avec des cellules courtes; les premières étant rapprochées de la face sensible et les secondes se trouvant soit près des faces non sensibles soit au centre de la vrille.

1° CUCURBITACÉES

Les vrilles des Cucurbitacées possèdent à un très haut

degré tous les caractères de la sensibilité; aussi ont-elles été l'objet de nombreux travaux, dont j'ai rendu compte. Il me sera donc inutile d'insister sur la forme extérieure de ces vrilles et leurs mouvements; je me bornerai, dans cet ordre d'idées, à faire une remarque relative à leur sensibilité. Darwin avance dans son ouvrage (1) qu'une vrille de Bryone est insensible au contact d'une autre vrille; « il semblerait, dit-il, qu'elles sont habituées au contact de cette espèce », et quelques lignes plus loin : « J'ai vu cependant plusieurs vrilles de *Bryonia dioica* entrelacées, mais elles se détachaient ensuite l'une de l'autre ». Morren va plus loin, il assure que lorsqu'une vrille en a saisi une autre, elle semble aussitôt s'apercevoir de l'erreur commise, lâche prise et se remet à la recherche d'un support plus convenable. Or il suffit d'examiner un pied de Bryone pour se convaincre que les vrilles peuvent fort bien s'enrouler les unes autour des autres. Outre les pelotes formées par plusieurs vrilles irrégulièrement entrelacées, il m'est arrivé de voir une vrille régulièrement enroulée autour d'une de ses voisines comme autour d'un support étranger. L'enroulement était même si étroit, que toute une branche de la plante était suspendue à la vrille enroulée. L'opinion de Darwin était d'ailleurs à priori très difficile à admettre, car on se demande comment une vrille pourrait distinguer d'une autre vrille un corps étranger ayant à peu près la même forme et la même consistance.

Rappelons maintenant en quelques mots la structure d'une vrille de Cucurbitacée. Si l'on étudie une vrille de Courge (fig. 1, 2 et 3), dans la région la plus sensible, on voit au centre une moelle formée de cellules courtes et larges, d'autant plus larges qu'on se rapproche plus du centre; puis viennent des faisceaux bicollatéraux en nombre impair rangés en demi-cercle du côté de la vrille qui doit devenir concave. Le péricycle est la région caractéristique; il renferme une

(1) *Loc. cit.*, p. 164.

couche de fibres très allongées et à parois très minces avant l'enroulement. Dans la région la plus sensible, cette couche de fibres ne forme pas un cercle complet, elle existe seulement dans la moitié de la section qui renferme les faisceaux libéro-ligneux. L'écorce se compose de cellules parenchymateuses qui sont d'autant plus minces et allongées qu'on se rapproche plus de l'épiderme. Du côté de la face sensible, la partie externe de l'écorce est formée de cellules étroites et très allongées; les parois transversales, qu'on ne rencontre que de loin en loin, sont excessivement minces.

La différence de structure entre les deux faces est donc ici très grande; du côté concave : des cellules très allongées et des fibres; du côté convexe : des cellules parenchymateuses ordinaires. Ce premier exemple est donc nettement conforme à la règle qui a été énoncée dans le chapitre précédent.

La face convexe est à peine sensible, il faut l'exciter pendant très longtemps pour obtenir une courbure très faible, et encore souvent n'arrive-t-on à aucun résultat. D'ailleurs, grâce à la nature du mouvement de nutation, c'est toujours la face sensible qui arrive au contact du support; pour toutes ces raisons l'enroulement se fait toujours rigoureusement de la même façon.

Avant l'enroulement, les parois des fibres du péricycle sont très minces et non lignifiées, c'est ce qui donne aux vrilles leur flexibilité; mais dès que l'enroulement s'est produit, ces fibres s'épaississent, se lignifient et donnent à la vrille une plus grande résistance (fig. 5 et 6). Lorsqu'une vrille arrive à la fin de sa période de croissance sans avoir éprouvé le contact prolongé d'un corps étranger, elle se recourbe spontanément et prend la forme d'une hélice peu serrée.

Ce qui vient d'être dit sur la vrille de la Courge s'applique aux vrilles des autres Cucurbitacées. J'ai étudié la structure et l'enroulement des vrilles dans les genres *Cucurbita*, *Cucumis*, *Lagenaria*, *Bryonia*, *Luffa*, *Echynocystis*, et, à part quelques points de détail sans importance, le résultat de mon examen a été le même dans tous les cas.

2° PASSIFLORÉES

Les vrilles des Passiflores naissent à l'aisselle des feuilles; on admet que ce sont des pédoncules floraux modifiés. D'ailleurs, l'étude de leur structure, aussi bien que l'examen de leurs rapports avec les autres parties de la plante, nous amènent à conclure qu'elles sont de nature caulinaire. Dans les espèces que j'ai étudiées, les vrilles sont simples et légèrement arquées vers leur extrémité libre, qui est la partie la plus sensible. La face convexe n'est pas complètement insensible; en la frottant légèrement on peut lui faire prendre une courbure très prononcée. L'enroulement se produit d'ailleurs à peu près dans les mêmes conditions que chez les Cucurbitacées, les tours de spire sont même plus serrés et plus nombreux.

Dans l'étude de la structure, je prendrai pour exemple la vrille du *Passiflora gracilis*. Si l'on fait une coupe transversale (fig. 7) dans la partie la plus sensible d'une vrille non enroulée, on trouvera la structure d'une tige jeune, dont la symétrie par rapport à un axe est à peine modifiée. Les faisceaux libéro-ligneux sont au nombre de sept, peu développés et à peu près semblables entre eux; la moelle et les rayons médullaires sont formés de cellules d'autant plus allongées suivant l'axe de la vrille qu'on s'éloigne plus du centre de la section; déjà dans cette région se manifeste une légère dérogation à la symétrie axile, les cellules sont plus étroites et plus allongées du côté de la face sensible. Mais c'est dans le péricycle que se manifeste de la façon la plus nette la différence entre les deux faces; dans la face sensible ou concave, on trouve des fibres très allongées et à parois très minces, tandis que dans la face convexe il n'y a presque exclusivement que du parenchyme cellulaire. C'est à peine si on y retrouve deux ou trois fibres devant chaque faisceau du liber. L'écorce, réduite à quatre ou cinq assises, et l'épiderme sont formés de cellules parenchymateuses allongées.

La comparaison des vrilles des Passiflorées à celles des

Cucurbitacées est particulièrement intéressante. Puisque ces vrilles ont les mêmes propriétés, la particularité de structure à laquelle elles doivent ces propriétés doit se retrouver dans les deux cas. On ne pourra donc pas dire, comme les auteurs qui ont étudié uniquement les Cucurbitacées, que la sensibilité tient à ce que les faisceaux sont rangés sur un demi-cercle du côté de la face sensible, puisque chez les Passiflores les faisceaux forment un cercle complet et régulier. Quel est donc le caractère anatomique commun aux vrilles des Passiflores et à celles de la Bryone? Le seul qu'on puisse trouver est la présence d'un plus grand nombre de fibres et de cellulès allongées sur la face concave que sur la face convexe. L'exemple des Passiflores sera donc un nouvel argument en faveur de la règle que nous voulons démontrer.

Après l'enroulement il y a, comme d'ordinaire, lignification de certaines parties. On voit, sur la figure 7 qui a été faite d'après une vrille enroulée, que les cellules de la moelle et des rayons médullaires sont fortement lignifiées; c'est la principale partie de l'appareil de soutien. Les fibres du péricycle sont seulement lignifiées dans la partie centrale de leur paroi, qui existait avant l'enroulement; la couche d'épaississement qui est postérieure est à peine lignifiée.

Lorsque les vrilles des Passiflores ne sont pas arrivées au contact d'un corps étranger, elles s'enroulent spontanément vers la fin de leur période de croissance. Cet enroulement, au lieu d'être lâche et irrégulier comme dans d'autres familles, est, au contraire, régulier et très serré; la vrille forme une hélice très surbaissée, qui change très souvent de sens. Il est bon de noter ces changements de sens, dans le cas où la vrille n'est pas fixée à un support; leur existence avait été contestée, et c'est cette année seulement que M. Duchartre a montré qu'ils pouvaient apparaître sur des vrilles de *Cucurbita Pepo*, qui n'étaient pas fixées par leur extrémité.

3° SMILACÉES

Les vrilles des *Smilax* se trouvent insérées par paires sur la partie inférieure du pétiole; on peut les considérer comme des folioles. Elles sont simples et légèrement concaves sur leur face inférieure. D'abord redressées vers l'extrémité supérieure de la tige, elles se recourbent ensuite peu à peu du côté de leur face concave. Si, dans ce mouvement, elles rencontrent un support, elles le saisissent et s'enroulent; sinon, elles continuent leur révolution jusqu'à venir se croiser derrière la tige, qu'elles entourent alors plus ou moins régulièrement. C'est ainsi qu'on peut voir sur un pied de *Smilax* un grand nombre de vrilles qui restent inefficaces, étant enroulées autour de la tige qu'elles étaient destinées à soutenir. On voit, d'après le sens du mouvement de la vrille, que c'est toujours la face concave qui arrivera au contact d'un support; c'est pour cette raison que l'enroulement se fait toujours du même côté. On ne doit pas en conclure qu'il n'y a qu'une seule face sensible. Darwin dit d'ailleurs en parlant du *Smilax aspera* (1) : « Le bord postérieur ou convexe, mis en contact avec un bâton, se courbait d'une manière à peine sensible en une heure vingt minutes, et ne l'entourait qu'au bout de quarante-huit heures; le bord concave d'une autre vrille se courbait considérablement en deux heures et saisissait un bâton en cinq heures. » Mes propres observations sur le *Smilax mauritanica* corroborent celles de Darwin sur le *Smilax aspera*; la face convexe est sensible, mais à un moindre degré que la face concave.

En faisant une coupe transversale dans une vrille de *Smilax* (fig. 8, 9 et 10), on reconnaît tout de suite la symétrie bilatérale caractéristique des productions foliaires, autant dans la disposition des faisceaux que dans le contour même de la section. L'épiderme et trois ou quatre assises sous-jacentes

(1) *Loc. cit.*, p. 149.

sont formés de cellules parenchymateuses allongées. Puis vient une couche de cellules très allongées en forme de fibres, qui s'étend tout autour de la section sur une épaisseur variable; elle est plus épaisse et formée de fibres plus étroites et plus allongées sur la face concave de la vrille. Les cellules des rayons médullaires et de la moelle sont en parfaite continuité avec les précédentes et deviennent d'autant plus courtes et larges qu'on se rapproche plus du centre de la section.

La disposition des fibres tout autour de la section nous explique comment toutes les faces sont sensibles, et comment aussi la face concave, qui renferme plus de fibres, doit être plus sensible. Nous n'avons pas vu, dans la vrille du *Smilax*, de fibres aussi longues et à parois aussi minces que dans les vrilles des Cucurbitacées et des Passiflores; cela nous explique, jusqu'à un certain point, pourquoi la sensibilité est moins grande chez les *Smilax*. Si à cela on ajoute que dans les Smilacées les vrilles sont moins flexibles et ont des mouvements de nutation bien moins étendus que dans les familles précédentes, on s'expliquera facilement pourquoi un si grand nombre de ces vrilles restent inefficaces et ne saisissent pas de support.

Avant l'enroulement, les faisceaux du bois seuls sont lignifiés; après l'enroulement, au contraire, tout est lignifié, excepté les faisceaux du liber et les trois ou quatre assises de parenchyme sous-jacentes à l'épiderme. Le tissu de solidification est donc beaucoup plus développé chez les Smilacées que dans les familles précédentes.

4° AMPÉLIDÉES

1. *Vitis vinifera.* — Les vrilles de la Vigne sont des pédoncules floraux modifiés, naissant vis-à-vis une feuille; elles se bifurquent une et souvent plusieurs fois; chacune des branches est recourbée à son extrémité, de façon que la concavité soit en dehors de l'angle des deux branches. Les

mouvements de nutation observés sur ces vrilles sont très faibles; ils sont en partie remplacés par un mouvement de rotation autour de la base de la vrille. Il est facile de vérifier, sur un pied de Vigne, que les jeunes vrilles font avec la partie la plus jeune de la tige qui les porte un angle aigu; cet angle augmente peu à peu avec les progrès de l'âge, et finit par devenir très obtus lorsque la vrille est vieille. En même temps, les deux branches de la vrille, d'abord très rapprochées l'une de l'autre, s'écartent progressivement. Sur la même tige, on peut observer à la fois les différentes phases de ces mouvements.

La sensibilité des vrilles de Vigne est très faible; un contact de plusieurs heures est quelquefois nécessaire pour obtenir une courbure. Toutes les faces sont presque également excitables, comme il est facile de le vérifier en maintenant un morceau de bois au contact de la face sur laquelle on veut expérimenter. Cependant, à cause de la position de la face concave, en dehors de l'angle des deux branches, et des mouvements que la vrille effectue toujours dans le même sens, l'enroulement se fait presque dans tous les cas du même côté; c'est la face qui arrive le plus naturellement au contact du support qui se trouve devenir concave après l'enroulement. Mais, en observant un très grand nombre de cas, on peut trouver l'une quelconque des faces de la vrille dans la concavité de l'enroulement.

Pour distinguer les différentes faces, je remarquerai qu'en chacun de ses points de ramification la vrille porte une écaille à l'aisselle de laquelle naît le rameau secondaire. Cette écaille ayant une position bien déterminée et fixe par rapport aux autres parties de la vrille, nous pourrons la prendre comme point de repère pour désigner les différentes faces. J'appellerai face externe de la vrille, celle qui est sur le prolongement de l'écaille, et face interne la face opposée située dans l'angle des deux rameaux. Les faces latérales de droite et de gauche sont celles qui seraient à droite et à gauche d'un observateur situé le long de l'axe de la vrille et regardant l'écaille. Pour

l'autre branche, j'appellerai face interne celle qui est dans l'angle vis-à-vis la face interne de la première branche, et face externe la face opposée. Ceci posé, il est facile de constater sur des vrilles vieilles que la courbure peut s'effectuer de tous les côtés. Tantôt c'est la face externe qui est convexe (fig. 11), tantôt c'est la face interne (fig. 13), tantôt l'une quelconque des faces latérales. De plus, le sens de la courbure peut être différent dans les deux branches d'une même vrille; ainsi, dans la figure 12, on voit que dans une branche la face externe est convexe, tandis que dans l'autre la face externe est concave.

Le tronc principal de la vrille est moins sensible que les rameaux; cela tient surtout à ce qu'il est moins flexible et qu'il est moins bien placé pour arriver au contact d'un support. Il est cependant très fréquent de le voir recourbé; mais jamais il ne forme autour d'un support mince une de ces hélices serrées, comme en présentent souvent les rameaux. Le sens de la courbure est d'ailleurs quelconque (fig. 14 et 15); la face convexe est tantôt celle qui est directement au-dessous de l'écaille, tantôt c'est la face opposée, tantôt l'une des faces latérales.

Voyons maintenant si la structure de ces vrilles pourra nous rendre compte de leurs propriétés (fig. 16, 17, 18); dans une section transversale, on constatera que la symétrie par rapport à un axe n'est pas altérée; il n'est donc pas étonnant que toutes les faces aient les mêmes propriétés. Si l'on entre ensuite dans le détail de l'organisation; on verra que sous l'épiderme et l'assise sous-épidermique formés de cellules parenchymateuses, se trouve une couche de fibres formée de quatre ou cinq assises; la partie interne de l'écorce est formée de cellules parenchymateuses. Tout autour du cylindre central se trouve un cercle de faisceaux libéro-ligneux réunis par une couche génératrice, puis vient la moelle formée de cellules d'autant plus allongées qu'on s'éloigne plus du centre.

La présence de fibres tout autour de la section nous explique comment les vrilles de la Vigne sont sensibles, et comment elles le sont également sur toutes leurs faces. Ces fibres sont

d'ailleurs moins allongées et à parois moins minces que dans les vrilles des Cucurbitacées; on conçoit donc qu'elles communiquent à la vrille une moins grande sensibilité.

Les modifications qui se produisent dans la vrille après l'enroulement ont, comme chez les autres plantes, pour résultat de donner une plus grande solidité à la vrille. Les cellules de la moelle et des rayons médullaires s'épaississent et se lignifient; les fibres sous-épidermiques épaississent leurs parois et acquièrent une certaine résistance sans se lignifier. Une modification d'un autre genre, qu'on peut observer après l'enroulement, c'est l'épaississement de la face concave de la vrille. Il est important de constater que cet épaississement est postérieur à l'enroulement; sans cela, on serait tenté de le donner comme une des causes de l'enroulement, et non plus comme un de ses effets.

Lorsqu'une vrille n'a pas rencontré de support, elle finit par se recourber irrégulièrement. Dans ce cas, les modifications anatomiques qui accompagnent l'enroulement autour d'un support ne se produisent pas, ou du moins ne se produisent qu'à un bien moindre degré.

2. *Cissus hypoleuca*. — Dans le genre *Cissus*, les choses se passent à peu près comme pour la Vigne, mais la sensibilité est généralement beaucoup plus grande. Darwin cite le *Cissus discolor* comme exemple de plante ayant des vrilles également sensibles sur toutes les faces; il avait remarqué qu'en pressant ces vrilles entre les doigts, elles ne se recourbaient pas, tandis que les vrilles inégalement sensibles sur leurs deux faces se recourbaient dans les mêmes circonstances. Chez le *Cissus hypoleuca*, que j'ai étudié en particulier, les vrilles sont, comme dans l'espèce précédente, semblables sur toutes leurs faces.

L'étude anatomique de la vrille du *Cissus hypoleuca* peut nous rendre compte de l'égale sensibilité de toutes les faces. Il y a la plus grande analogie entre la structure de cette vrille et celle que nous avons décrite dans le cas de la Vigne. Dans

les deux cas on trouve une symétrie axile parfaite. A l'intérieur de l'assise sous-épidermique on voit des fibres non lignifiées, puis la partie interne de l'écorce formée de cellules parenchymateuses. Les faisceaux libéro-ligneux sont réunis par une couche génératrice continue, dont le fonctionnement a produit un anneau de tissus composé, au moins dans la partie interne, de fibres qui se lignifient après l'enroulement. Je dois seulement signaler une différence : dans le *Cissus* il y a, à l'extérieur de chaque faisceau du liber, un groupe de fibres très allongées, qui n'existe pas dans les vrilles de Vigne; ces fibres sont comparables à celles des Cucurbitacées; on conçoit qu'elles augmentent notablement la sensibilité de la vrille.

3. *Ampelopsis hederacea.* — On sait que les vrilles de la Vigne-vierge sont surtout utiles à la plante par les crampons adhésifs qu'elles peuvent développer à leur extrémité sous l'influence du contact d'un corps étranger; elles peuvent aussi, mais d'une façon imparfaite, s'enrouler autour d'un support. Il était à prévoir, d'après les lois du balancement organique, que l'apparition de cette propriété de pouvoir produire des ventouses devait diminuer la faculté d'enroulement caractéristique des vraies vrilles.

L'étude anatomique peut d'ailleurs nous rendre compte de cette diminution de la sensibilité. D'une façon générale, la structure est la même que dans les espèces précédemment étudiées; les seules différences qu'on remarque sont précisément telles qu'elles doivent diminuer la sensibilité. Ainsi, dans les vrilles de Vigne-vierge, les fibres sous-épidermiques sont moins nombreuses et moins longues que dans celles du *Cissus*, et surtout on ne trouve plus de fibres à la face externe des faisceaux du liber. D'un autre côté, les mouvements des vrilles de Vigne-vierge sont moins faits pour favoriser l'enroulement que la formation de ventouses. On sait, en effet, que ces vrilles ont une tendance marquée à fuir la lumière et doivent, par conséquent, arriver facilement à toucher par leur extrémité la

surface obscure contre laquelle la plante est presque toujours appliquée. Cependant, lorsque dans ce mouvement la vrille rencontre un support convenable, elle l'entoure; il n'est même pas rare de voir une vrille qui joue le rôle de ventouse par son extrémité, s'enrouler en même temps autour d'un support sur une partie de sa longueur.

5° BIGNONIACÉES

Bignonia capreolata. — Toutes les espèces de *Bignonia* sont plus ou moins grimpantes, soit que leurs tiges soient volubiles, soit qu'elles possèdent des crochets ou des vrilles quelquefois susceptibles de développer des ventouses à leur extrémité. Souvent même on trouve plusieurs de ces particularités réunies dans la même espèce; c'est ainsi que le *Bignonia capreolata*, dont la tige s'enroule quelquefois en hélice autour d'un support, possède en même temps des vrilles qui peuvent s'enrouler et porter des ventouses à leur extrémité.

Le pétiole de chaque feuille porte d'abord deux folioles et se termine ensuite par une vrille plusieurs fois ramifiée. Outre les mouvements de nutation, la vrille possède encore, autour du point d'insertion des deux folioles et dans le plan du pétiole et de la tige, un mouvement de rotation de haut en bas tel que dans son jeune âge elle est sur le prolongement du pétiole, tandis qu'à la fin de son développement, elle fait avec ce même pétiole un angle de 90 degrés. Darwin avait déjà remarqué que les vrilles du *B. capreolata* étaient sensibles sur toutes leurs faces; aussi, en examinant un certain nombre de vrilles enroulées, on voit que l'une quelconque des faces peut être concave ou convexe. Cependant, comme toujours, il y a un côté qui, par sa position, est prédestiné à être le plus souvent concave : c'est le côté inférieur, celui qui, d'après le sens des mouvements de la vrille, doit arriver le plus souvent au contact d'un support. Les pétioles des folioles sont aussi légèrement sensibles au contact, mais ils se recourbent rarement et ne

peuvent pas, à cause de leurs faibles dimensions, entourer complètement un support.

Si l'on fait une coupe transversale dans une vrille, on y voit un cercle complet de faisceaux libéro-ligneux; il faut observer attentivement pour reconnaître que cette coupe est symétrique par rapport à un seul plan; après un examen superficiel, on aurait pu y voir la symétrie axile. Ceci explique comment toutes les faces jouissent des mêmes propriétés. L'écorce est formée de cellules minces et allongées, et la moelle de cellules courtes et larges. Les vrilles de *Bignonia* ne font donc pas exception à la règle qui a été indiquée au sujet de la structure des vrilles. Les pétioles des folioles ont à peu près la même structure que les vrilles, mais les cellules de l'écorce sont un peu moins allongées.

Après l'enroulement, les cellules de la moelle et des rayons médullaires se lignifient. Si l'enroulement autour d'un support n'a pas lieu, les vrilles s'enroulent spontanément d'une façon assez irrégulière, la face inférieure étant concave.

6° LÉGUMINEUSES

Les vrilles de Légumineuses sont des folioles modifiées. Dans le *Lathyrus latifolius*, par exemple, on trouve une paire de folioles bien développées et deux autres paires, ainsi que le prolongement du pétiole, transformées en vrilles. Ces vrilles sont assez sensibles, surtout lorsqu'elles sont très jeunes; l'enroulement se produit toujours du même côté, la face supérieure étant à peine sensible.

La structure est symétrique par rapport à un plan (fig. 19). L'écorce est formée de cellules allongées. Les faisceaux libéro-ligneux sont généralement au nombre de cinq; celui qui est à la face inférieure dans le plan médian est de beaucoup le plus développé. A la face externe du liber de ce faisceau se trouve un faisceau de fibres très allongées. Les autres faisceaux sont aussi accompagnés de fibres, mais en petit nombre. La moelle est formée de cellules courtes et larges. La struc-

ture de la vrille du *Lathyrus latifolius* peut donc nous faire prévoir la sensibilité que nous avons constatée, surtout à la face inférieure.

Après l'enroulement, les cellules de la moelle se lignifient et les fibres libériennes épaississent fortement leurs parois; la résistance de la vrille est ainsi rendue très considérable. Lorsque les vrilles ne rencontrent pas de support, elles s'enroulent spontanément d'une façon très irrégulière. L'irrégularité est due surtout à l'existence de changements très nombreux dans le sens de l'enroulement.

7° RENONCULACÉES

Clematis Vitalba. — Les feuilles du *Clematis Vitalba* sont pennées à cinq folioles. Le pétiole primaire ainsi que les pétioles secondaires peuvent servir de vrilles lorsqu'ils sont arrivés au contact d'un support pendant leur développement; dans le cas contraire, il ne se produit pas d'enroulement, et rien dans l'aspect d'une foliole adulte ne pourrait faire prévoir le rôle qu'elle a été susceptible de jouer. Toutes les faces des pétioles ne sont pas également sensibles. La face inférieure et les faces latérales possèdent à peu près le même degré de sensibilité, assez faible d'ailleurs, mais la face supérieure n'est pas sensible.

Si l'on examine la structure des pétioles, on voit des faisceaux libéro-ligneux en nombre impair rangés en demi-cercle contre la face inférieure et les faces latérales. L'écorce est formée, dans la région voisine des faisceaux, de cellules très allongées, tandis qu'elle renferme des cellules plus courtes et plus larges vers la face supérieure. La moelle est formée de cellules courtes et larges. Une telle structure est bien faite pour favoriser la sensibilité des faces inférieure et latérales; aussi, en examinant un pied âgé de Clématite, voit-on que c'est toujours une de ces trois faces qui devient concave pendant l'enroulement.

Après leur enroulement, les pétioles acquièrent une très

grande solidité par la lignification de tous les tissus excepté le liber et l'écorce. Ces modifications peuvent même entraîner un changement intéressant dans le mode de chute des folioles. Lorsque le pétiole ne sert pas de vrille, le point où la foliole se détache est à la base du pétiole secondaire. Si les choses se passaient de même lorsque le pétiole secondaire est fixé à un support, la partie enroulée serait séparée de la tige au moment de la chute des feuilles, et la plante ne serait plus soutenue. Mais il n'en est rien ; si l'on examine un pied de Clématite après la chute des feuilles, on voit que les pétioles secondaires continuent à remplir leur fonction de vrille. C'est que la foliole s'est détachée à son point même d'insertion sur le pétiole secondaire qui est ainsi resté adhérent au pétiole primaire.

Il est facile de se rendre compte des différences de structure qui correspondent aux deux cas de la chute des folioles. Dans le cas où le pétiole ne sert pas de vrille, si on fait une coupe longitudinale sur la base d'un pétiole secondaire on voit que suivant une ligne transversale les cellules du parenchyme sont en partie dissociées, quelques vaisseaux du bois sont même déjà rompus ; un léger effort suffira donc pour détacher la foliole de son pétiole. Sur une coupe faite dans la partie correspondante d'un pétiole enroulé, on voit tous les tissus sauf l'écorce fortement lignifiés, et le point où se faisait tout à l'heure la séparation est tout aussi résistant que les autres.

8° COMMÉLYNÉES

Flagellaria indica. — Cette plante peut grimper à l'aide de l'extrémité de ses feuilles transformée en vrille. La figure 20 montre une feuille *a*, dont le limbe rétréci jusqu'à devenir presque cylindrique s'est enroulé autour d'un support. On voit que, contrairement à ce qu'on a vu jusqu'ici, la face supérieure de la feuille est à l'intérieur de la spirale. La feuille *b* qui ne fait pas fonction de vrille ne présente pas de

prolongement filiforme, et son limbe se termine simplement en pointe, comme celui de la plupart des feuilles.

Il y a d'abord lieu de se demander pourquoi certaines feuilles seulement possèdent un prolongement en forme de vrille. Si l'on examine l'extrémité d'un rameau, on voit que la feuille la plus jeune est en forme d'aiguille, comme on peut le constater sur la figure 20. En faisant des coupes transversales à différentes hauteurs, on constate que vers son extrémité la feuille a une section à peu près elliptique; à une certaine distance du sommet, au contraire, le limbe, très aplati, est enroulé sur lui-même, comme l'indique la figure 23. La seule région sensible de la feuille est celle dont la section est elliptique, dans le voisinage du sommet. Lorsque, pendant la période de croissance, cette partie sensible arrive au contact d'un support, elle s'enroule, et la feuille acquiert bientôt l'apparence de la feuille *a*. Dans le cas, au contraire, où aucun corps de forme convenable n'arrive au contact de la face sensible en temps opportun, l'extrémité de la feuille se dessèche et disparaît : c'est le cas de la feuille *b*.

Une coupe transversale dans la partie enroulée d'une feuille a la forme représentée par la figure 24. La figure 22 représente en détail une partie de cette section et montre quelle en est la structure. L'épiderme et deux ou trois assises sous-épidermiques sont composées de cellules parenchymateuses; puis vient une couche formée de 2-4 assises de fibres à parois très fortement épaissies; les faisceaux libéro-ligneux sont appliqués sur la face inférieure de cette couche. Le reste de la section est formé de cellules parenchymateuses lignifiées. Dans une couche longitudinale, on voit que ces cellules sont allongées, mais bien moins cependant qu'on n'a l'habitude de le voir dans le voisinage d'une face sensible.

D'après la description qui précède, les vrilles du *Flagellaria indica* sembleraient faire exception à la règle qui a été vérifiée jusqu'ici : les fibres se trouvent dans le voisinage de la face convexe et les cellules parenchymateuses près de la face concave. Mais la partie de vrille étudiée était déjà âgée et

avait peut-être subi à la suite de l'enroulement des modifications profondes. Il faut donc, pour élucider la question, étudier une vrille non enroulée au moment où elle est encore sensible.

La figure 26 représente une coupe transversale faite à 6-8 millimètres du sommet d'une feuille encore en forme d'aiguille, comme la feuille *c* de la figure 20. On voit tout d'abord que la surface de cette section est beaucoup plus faible qu'après l'enroulement. Les figures 22 et 26 sont faites, en effet, dans des régions comparables, et la figure 22 est même à une échelle deux fois moins grande que la figure 26. Une première conséquence de l'enroulement est donc une augmentation notable du volume de la partie enroulée. Les fibres qui sont dans le voisinage de la face non sensible ont leurs parois moins épaisses qu'après l'enroulement; mais ces parois sont déjà lignifiées; c'est là un fait dont nous verrons bientôt l'importance. En dessous de la couche de fibres on voit des cellules à parois non encore lignifiées, dont la section est d'autant plus petite qu'on se rapproche plus de la face sensible. En comparant les figures 22 et 26, il devient évident qu'à la suite de l'enroulement ces cellules ont beaucoup augmenté de volume sans augmenter sensiblement de nombre.

Si l'on fait ensuite une coupe longitudinale, on voit que les cellules voisines de la face sensible sont très allongées; c'est à peine si de loin en loin on aperçoit une paroi transversale (fig. 27). La partie sensible des feuilles de *Flagellaria* a donc bien la structure caractéristique des vrilles. Si cette structure est beaucoup moins accentuée dans une feuille déjà enroulée, c'est qu'après l'enroulement sont survenues certaines modifications: les cellules se sont beaucoup élargies sans s'allonger, et les parois transversales à peine visibles dans une jeune feuille, ont acquis une épaisseur comparable à celle des parois longitudinales. Les figures 28 et 29 montrent que dans les régions non sensibles, les feuilles n'ont plus les caractères spéciaux qu'elles possèdent à leur extrémité.

Le cas du *Flagellaria indica* est particulièrement intéres-

sant au point de vue de la recherche des causes anatomiques de l'enroulement. Dans toutes les vrilles dont l'étude précède, nous avons vu les fibres à parois minces caractéristiques des faces sensibles à l'extérieur des faisceaux du liber; de cette façon, dans les vrilles foliaires, la face concave était toujours la face inférieure. Dans les feuilles du *Flagellaria*, au contraire, les fibres péricycliques se lignifient de bonne heure; elles perdent par conséquent la flexibilité propre aux éléments qui caractérisent une face sensible. Ce sont les cellules sous-jacentes à l'épiderme supérieur, généralement courtes dans les autres vrilles foliaires, mais ici allongées en forme de fibres, qui donnent à la feuille la sensibilité qui lui permet de s'enrouler.

— Dans un certain nombre de familles autres que celles que nous avons étudiées, on trouve des organes qui se recourbent sous l'influence d'un contact. Les pétioles de feuilles de Capucine sont dans ce cas; lorsqu'ils sont en voie de développement, ils sont assez sensibles au contact pour pouvoir entourer solidement un support. Il en est de même des pétioles de *Lophospermum* et de *Solanum jasminoïdes*, de *Rhodochiton volubile* ou de *Fumaria*. Mais ici on n'a plus affaire à des vrilles profondément différenciées, mais à des organes qui, possédant dans une faible mesure les caractères des vrilles, peuvent dans certains cas en remplir les fonctions. Nous n'entrerons pas dans l'étude détaillée de ces vrilles mal différenciées; leur sensibilité est très faible, et ce n'est qu'après un contact très prolongé qu'elles se recourbent.

CONCLUSIONS DE L'ÉTUDE ANATOMIQUE DES VRILLES

L'étude des vrilles dans les principales familles ne laisse aucun doute sur ce fait que la sensibilité plus ou moins grande d'une face est en rapport avec le plus ou moins grand nombre de fibres ou de cellules allongées qui se trouvent dans

le voisinage de cette face. On a vu que, cette corrélation étant admise, l'examen anatomique d'une vrille quelconque pouvait faire prévoir le degré de sensibilité des différentes faces. Les vrilles des Cucurbitacées, qui ont des fibres très allongées sur une seule face, sont très sensibles sur une seule face; celles de la Vigne, qui, au lieu de fibres, n'ont plus que des cellules très allongées, sont moins sensibles, mais la structure étant la même sur toutes les faces, la sensibilité est la même tout autour de la vrille.

La symétrie bilatérale de certaines vrilles ne saurait être alléguée comme cause de leur enroulement, puisque nous avons vu que des vrilles parfaitement symétriques par rapport à un axe, telles que celles des Ampélidées, jouissent aussi de la propriété de s'enrouler.

Les faisceaux ne paraissent pas non plus jouer un rôle très important. C'est dans les vrilles des Cucurbitacées qu'ils sont le plus nettement rangés contre la face concave, et encore, dans certains cas comme celui de la Bryone, sont-ils presque au milieu d'une section. Dans d'autres familles, on ne peut saisir un rapport quelconque entre la position des faisceaux et le sens de l'enroulement; les vrilles des Passiflores, par exemple, qui s'enroulent toujours du même côté, possèdent un cercle complet de faisceaux libéro-ligneux, aussi bien développés sur la face convexe que sur la face concave.

En somme, *la seule corrélation qui ne souffre pas d'exception est celle qui relie la présence de fibres ou de cellules très allongées sur une face, à la propriété de cette face de devenir concave sous l'influence d'une pression.*

III

ÉTUDE DU MÉCANISME DE L'ENROULEMENT

I. OBJECTIONS A L'EXPLICATION DE L'ENROULEMENT FONDÉE UNIQUEMENT SUR LA DIFFÉRENCE DE CROISSANCE DES DEUX FACES DE LA VRILLE

On attribue généralement l'enroulement des vrilles à l'inégalité de croissance des deux faces, et j'ai montré comment les travaux de M. de Vries avaient contribué à établir cette opinion. En mesurant les deux faces d'une vrille avant et après l'enroulement, ce savant a constaté que l'allongement avait été plus rapide sur la face convexe que sur la face concave; même, dans certains cas, il a constaté que la face concave s'était raccourcie pendant l'enroulement. La conclusion de ces observations est que l'enroulement est dû à l'inégalité de croissance des deux faces. On peut faire à cette manière de voir un certain nombre d'objections, que je vais développer successivement :

1° On attribue l'enroulement à la différence de croissance des deux faces; mais ne serait-il pas tout aussi légitime de dire que c'est à l'enroulement qu'est due l'inégalité de longueur qu'on observe sur les deux côtés opposés de la vrille? Si l'on recourbe une jeune branche, la face convexe sera plus longue que la face concave; on ne pourra pas cependant dire que la courbure est due à l'inégalité de croissance des deux faces; la face convexe s'est allongée grâce à l'élasticité des parois cellulaires, et nous avons affaire à une simple extension et non à un accroissement proprement dit. Dans le cas des vrilles rien ne prouve à priori qu'il ne se soit pas passé quelque chose d'analogue; on ne sait pas si le changement de forme observé est dû à un phénomène de croissance ou à une simple extension de certaines parties.

2° Les raisons ne manquent pas d'ailleurs qui doivent mettre

en garde contre la théorie de M. de Vries. L'une des principales est le fait bien connu que les vrilles déjà recourbées peuvent se redresser si l'excitation n'a été que de courte durée. Après avoir cherché à expliquer cette particularité, M. de Vries ajoute : « Je reconnais que cette explication est encore loin de résoudre toutes les difficultés. » Si l'on admet, au contraire, que des causes autres que la croissance déterminent la courbure et que le rôle de l'accroissement est seulement de fixer ce changement de forme, la chose est toute simple. La cause qui a produit la courbure étant supprimée avant que l'accroissement ait eu le temps de rendre définitif le changement de forme, il est naturel que la courbure elle-même disparaisse et que la vrille reprenne sa forme primitive.

3° Un autre fait, qui peut être une objection contre l'explication de M. de Vries, est le raccourcissement observé quelquefois sur la face concave pendant l'enroulement. Si le mécanisme de l'enroulement est uniquement une question de croissance, on ne s'explique pas très bien comment cette croissance peut devenir négative. Ce serait tout au moins un cas singulier et qui, je crois, n'aurait pas été observé dans d'autres circonstances. Nous verrons, au contraire, dans l'explication qui servira de conclusion à ce travail, que le raccourcissement de la face concave n'a rien d'inexplicable, et qu'il doit même se produire normalement dans les vrilles très sensibles.

4° La rapidité avec laquelle les vrilles se recourbent quand elles sont plongées dans l'eau, rend très invraisemblable le rôle exclusif qui a été attribué à l'accroissement. On avait remarqué depuis longtemps que l'immersion des vrilles dans l'eau accélérait l'enroulement. Mais si on pratique quelques fentes sur les côtés de la vrille avant de la plonger dans l'eau, l'enroulement est presque instantané. Il semble difficile, dans ces conditions, d'attribuer à la croissance un mouvement aussi rapide.

On peut, dans l'expérience que je viens de citer, remplacer l'eau par un certain nombre d'autres liquides, sans que le résultat soit changé ; l'alcool, l'éther et le chloroforme, qui

arrêtent la vie des cellules, peuvent même être employés avec succès. Il devient alors plus que probable que l'action du liquide est purement physique; on ne comprendrait pas, en effet, comment un liquide qui arrête les phénomènes vitaux, peut agir sur la croissance autrement que pour la supprimer.

II. Turgescence des cellules dans les différentes parties d'une vrille

On vient de voir comment, avec la seule hypothèse de la différence d'accroissement des deux faces, on ne peut se rendre compte de l'enroulement des vrilles. D'autre part, la corrélation entre la structure d'une face et le rôle qu'elle peut jouer, ne nous apprend rien sur le mécanisme interne de l'enroulement. Il se trouve donc encore dans l'histoire des vrilles, une lacune à combler; il reste à savoir quelle sorte de modification le contact d'un corps étranger fait éprouver aux tissus et comment, à la suite de cette modification, la vrille est amenée à se recourber. Pour répondre à cette question, Dutrochet faisait intervenir la turgescence différente des cellules des deux faces. Il y a lieu, ce me semble, d'examiner le parti qu'on peut tirer de cette nouvelle manière d'envisager les choses.

Pour étudier l'influence de la turgescence sur la courbure des vrilles, il faut pouvoir augmenter ou diminuer cette turgescence. Pour l'augmenter, je plongerai la vrille dans de l'eau pure, et pour la diminuer je la mettrai dans un sirop de sucre. Dans le premier cas, le contenu des cellules aura un pouvoir osmotique moindre que le liquide ambiant; il entrera donc dans les cellules plus de liquide qu'il n'en sortira et la turgescence augmentera. Dans le second cas, au contraire, le contenu des cellules aura un pouvoir osmotique plus fort que le liquide ambiant; il entrera donc dans la cellule moins de liquide qu'il n'en sortira et la turgescence diminuera. Il sera utile, pour faciliter l'osmose dans ces expériences, de fendre préalable-

ment la vrille, car la cuticule extérieure ne permettrait pas aux échanges liquides de se faire assez rapidement.

1° *Expérience sur une vrille à une seule face sensible.* — Ceci posé, si nous plongeons dans l'eau pure une vrille de Bryone fendue longitudinalement, nous la verrons se recourber très rapidement comme cela a été dit plus haut. Comment l'action de l'eau a-t-elle pu provoquer un mouvement aussi rapide? L'imprégnation des parois cellulaires ne peut être regardée comme la cause du changement de forme de la vrille, puisque, avant comme après l'immersion, ces parois étaient imprégnées d'eau. Il n'y a, je crois, qu'une hypothèse possible pour expliquer l'enroulement rapide des vrilles : l'eau, en pénétrant dans les cellules par endosmose, a modifié la turgescence d'une façon différente sur les deux faces. Les cellules de la face convexe ont absorbé une plus grande quantité d'eau que celles de la face concave, d'où la courbure de la vrille.

Pour bien montrer que l'eau agit en modifiant la turgescence, il suffit de plonger dans l'eau très sucrée la vrille qui vient de se recourber dans l'eau pure. On verra alors la courbure s'effacer peu à peu et disparaître complètement; dans certains cas même, il se produit une légère courbure en sens inverse. Ces expériences, qu'on pourrait répéter avec une vrille quelconque sensible sur une face seulement, montrent que l'eau, en augmentant la turgescence des cellules, a une action équivalente à celle du support qui par son contact provoque l'enroulement de la vrille.

2° *Expériences sur une vrille dont toutes les faces sont sensibles.* — Les mêmes expériences, faites sur une vrille sensible sur toutes les faces, donnent un résultat différent. Une vrille de Vigne plongée dans l'eau pure ne se recourbe pas comme une vrille de Bryone. Pour ne pas favoriser la courbure dans un sens plutôt que dans un autre, il faut avoir soin, surtout dans toutes les expériences relatives aux vrilles de Vigne, de

disposer les fentes de façon que l'eau arrive en même temps sur deux faces opposées.

On peut rendre une vrille de Vigne symétrique par rapport à un plan seulement, en détachant une bande de tissu tout le long d'une face. Une vrille ainsi modifiée se conduit exactement comme une vrille de Bryone ; elle se recourbe rapidement lorsqu'on la plonge dans l'eau, la face convexe étant celle le long de laquelle on a enlevé une bande de tissu. Dans cette expérience, les cellules de la moelle sont sur la face convexe ; il est à remarquer qu'elles sont courtes et larges comme celles de la face non sensible d'une vrille de Bryone. Ce rapprochement permet de conclure que les cellules non sensibles au contact sont celles dont la turgescence augmente le plus rapidement. Dans la première expérience sur la vrille de Vigne entière, il n'y avait pas de courbure parce que les cellules turgescentes du centre étaient repoussées également de tous les côtés par les cellules allongées non turgescentes.

3° *Expériences de Dutrochet.* — On peut démontrer plus directement la relation qui existe entre la forme des cellules et la facilité avec laquelle leur turgescence augmente. Il suffit de répéter à peu de chose près les expériences faites par Dutrochet à ce sujet. On découpe parallèlement à l'axe d'une vrille des lamelles planes de tissus, formées d'un côté par des cellules larges et courtes et de l'autre par des cellules allongées ou des fibres ; puis on plonge ces lamelles dans l'eau. On les voit aussitôt se recourber de façon que les cellules les plus courtes soient sur la face convexe. Si, au lieu d'opérer dans l'eau pure, on mettait les lamelles dans l'eau sucrée, on observerait une courbure inverse.

On peut répéter ces expériences avec des lamelles découpées dans un organe quelconque ; le résultat sera toujours le même, pourvu que les cellules remplissent les conditions de forme qui ont été indiquées. Dans la relation de ses expériences, Dutrochet assujettit les lamelles des tissus à la seule condition d'être formées sur l'une de leurs faces par des cel-

lules plus minces et sur l'autre par des cellules plus larges. Or, dans le cas des vrilles, les cellules sont généralement d'autant plus allongées qu'elles sont plus minces; les expériences que je viens de décrire se réduisent donc pour le cas actuel à celles qui avaient été imaginées par Dutrochet.

III. MÉCANISME DE L'ENROULEMENT

1° *Commencement de la courbure.* — Avec les faits qui viennent d'être établis il est possible de se rendre compte; dans une certaine mesure, du mécanisme de l'enroulement. Nous venons de voir que certaines modifications dans la turgescence produisent le même effet que le contact d'un support. Voyons si l'action immédiate du support ne pourrait être de provoquer les mêmes modifications dans la turgescence.

Lorsqu'un corps étranger exerce un frottement ou une pression sur une face de la vrille, l'état d'équilibre qui, en l'absence de toute intervention extérieure, existait dans l'ensemble des cellules, est modifié. De quelle nature sera cette modification ? Les cellules comprimées pourront céder une partie de leurs sucs aux cellules voisines, dont la turgescence augmentera. Il y aura une différence de turgescence entre les cellules excitées et celles qui ne le sont pas, et cette différence sera d'autant plus grande que les cellules non excitées auront la propriété de devenir plus facilement turgescentes. Ainsi donc, le résultat du contact du support pourrait être que les cellules larges et courtes de la moelle ou de la face non sensible, se gonfleront de sucs aux dépens des cellules excitées. Il en résultera une courbure dont les cellules non sensibles occuperont la convexité.

Lorsque le support touchera la face non sensible d'une vrille, les mêmes faits tendront à se produire, mais alors comme la turgescence des cellules non excitées augmentera plus difficilement que dans le cas précédent, la différence de turgescence sera moins grande entre les deux faces, et la courbure sera faible ou même nulle.

Dans le cas d'une vrille sensible sur toutes ses faces, les cellules larges et courtes de la partie centrale absorberont une partie des sucs des cellules excitées, et la différence de turgescence s'établira entre la face excitée et la partie centrale; la face opposée ne jouera qu'un rôle passif dans la courbure.

2° *Suite de l'enroulement.* — Nous venons de voir comment se produit le commencement de la courbure d'une vrille, il nous reste à voir comment l'enroulement continue et quel rôle on doit attribuer, dans la suite du phénomène, à la différence de croissance et à la différence de turgescence des deux faces.

On a déjà vu au commencement de ce travail quelle était l'opinion de M. de Vries sur le mécanisme de l'enroulement; il convient de revenir sur ce sujet pour préciser la différence qu'il y a entre la manière de voir de ce savant physiologiste et la mienne. M. de Vries pense que les choses se passent dans l'enroulement des vrilles de la même façon que dans les courbures géotropiques ou héliotropiques, que la différence de longueur des deux faces est produite par la différence de leur accroissement; cet accroissement s'étant effectué dans les conditions normales, c'est-à-dire proportionnellement à la turgescence des cellules. Je pense au contraire que dans les premiers moments de l'enroulement la différence de longueur des deux faces est produite par un état de contraction de la face concave ou d'extension de la face convexe, cet état étant provoqué par la turgescence des cellules, mais n'étant encore nullement rendu définitif par la croissance.

Ceci posé, je reprends la vrille à l'état où je l'ai laissée au paragraphe précédent; il s'est produit une première courbure résultant de la différence de turgescence des deux faces. Si le contact du support persiste, l'accroissement par élongation des parois cellulaires viendra rendre définitive la différence de longueur qui n'était que provisoire. Cet accroissement des parois fera cesser l'état de distension des cellules de

la face convexe; la vrille recourbée sera alors dans le même état d'équilibre qu'avant le contact et pourra continuer à se recourber encore par le même mécanisme si la face concave continue à subir le contact du support.

En admettant cette explication de l'enroulement des vrilles, on peut se rendre compte de quelques particularités, qui s'expliquent difficilement si l'on ne voit comme cause de l'enroulement que la différence de croissance des deux faces.

Ainsi, la propriété qu'ont les vrilles de se redresser lorsque le contact qui a provoqué la courbure n'a été que de courte durée s'explique facilement. Lorsque l'excitation de la vrille cesse, la différence de turgescence des cellules des deux faces tend à disparaître, et si l'accroissement par élongation des parois ne s'est pas encore produit, les cellules reprendront leurs dimensions primitives et la vrille se redressera. Le raccourcissement de la face concave pendant l'enroulement n'a aussi rien d'inexplicable; si l'on suppose que la turgescence des cellules de la partie concave diminue rapidement par suite de l'excitation, les dimensions des cellules devront aussi diminuer.

On a vu que les vrilles foliaires du *Flagellaria indica*, tout en se conformant à la règle générale, doivent être rangées au point de vue de la structure dans une catégorie à part. Au sujet du mécanisme de l'enroulement, il y a aussi lieu de faire relativement à cette plante quelques remarques spéciales. Les fibres du péricycle déjà lignifiées au moment de l'enroulement semblent à priori être un obstacle à la courbure de la vrille. Non seulement elles enlèvent de la flexibilité à la partie sensible de la vrille, mais encore et surtout, elles ne s'allongent que difficilement à cause de leur lignification.

Que se passera-t-il donc lorsque le contact d'un corps étranger aura établi une différence de turgescence entre les fibres voisines de la face sensible et les cellules du centre de la vrille? Il pourra se produire une courbure sans que les fibres lignifiées changent de longueur; par conséquent, les

éléments voisins de la face concave devront se raccourcir, d'une façon purement mécanique d'ailleurs. Comme le raccourcissement qui peut provenir de la diminution de turgescence est insuffisant, les cellules les plus voisines de l'épiderme se plissent, comme cela arrive sur la face concave d'une baguette que l'on recourbe. On peut voir sur la figure 25 jusqu'à quel point peut aller ce plissement. Le rôle de l'accroissement est donc très réduit dans le cas des vrilles du *Flagellaria;* ce sont surtout les quelques assises de cellules situées entre la face convexe et les fibres lignifiées qui s'allongent pendant l'enroulement.

IV. CARACTÈRES DES VRILLES

Pourquoi la faculté de se recourber sous l'influence d'un contact est-elle particulière aux vrilles, et pourquoi des organes, sous certains égards semblables aux vrilles, ne jouissent-ils pas de la même propriété? Pour répondre à cette question, il faut rechercher les caractères spéciaux aux vrilles et voir dans quelle mesure on les retrouve dans les autres organes.

Je citerai en premier lieu le caractère tiré de la structure des régions sensibles; l'étude anatomique des vrilles a montré que, dans le voisinage des faces sensibles, on retrouve toujours des cellules très allongées ou des fibres à parois minces. On a vu que la sensibilité d'une face était d'autant plus grande que ce caractère était mieux marqué. Lorsqu'un pétiole ou une tige renferme dans ses parties périphériques des cellules allongées ou des fibres, ces éléments ont une rigidité qui les empêche de jouer le même rôle que dans les vrilles; d'ailleurs, je n'ai jamais vu dans un organe non sensible les mêmes caractères anatomique que dans les vrilles.

Les vrilles possèdent encore d'autres caractères, qui sont utiles et même nécessaires à leur bon fonctionnement : tels sont leur flexibilité, la rapidité de leur croissance et surtout leurs mouvements.

La flexibilité est nécessaire aux vrilles afin qu'une différence de turgescence même assez faible entre les deux faces puisse provoquer une courbure. La rapidité de la croissance sert ensuite à fixer le changement de forme. Mais ces propriétés resteraient presque toujours inefficaces sans les mouvements de circumnutation, qui amènent la face sensible au contact du support. On sait comment les plantes volubiles doivent la propriété de s'enrouler à ce seul mouvement; mais ces tiges ne possèdent pas les caractères de forme et de structure qui distinguent les vrilles, aussi n'ont-elles pas la sensibilité de ces organes et se conduisent-elles d'une tout autre façon. En outre, le crochet qui se trouve à l'extrémité libre de la vrille est d'une grande utilité; il sert à retenir les objets rencontrés dans les mouvements de nutation au contact de la face sensible, jusqu'à ce que l'enroulement soit effectué.

Si l'on considère une vrille très sensible, celle de la Bryone, par exemple, on y trouvera tous les caractères que je viens d'énumérer à un degré tel que l'enroulement est rendu le plus facile possible. En passant aux vrilles moins sensibles, telles que celles de la Vigne, on voit que ces caractères ont déjà beaucoup perdu de leur intensité, et c'est à peine si l'on en retrouve quelque trace dans les pétioles sensibles de la Clématite. Il n'y a pas d'ailleurs de différence essentielle entre un pétiole de Clématite ou de Capucine et un pétiole de feuille ordinaire; on trouve entre ces deux cas un grand nombre d'intermédiaires.

Presque tous les organes jeunes et en voie d'accroissement sont plus ou moins sensibles au contact. Plusieurs auteurs, parmi lesquels je citerai Darwin et Hofmeister, avaient déjà fait cette remarque, qu'il est d'ailleurs facile de vérifier. Il va sans dire qu'on a ici affaire à une sensibilité très faible ne se manifestant que par des courbures très lentes.

Les vrilles sont donc caractérisées dans leur structure, leur forme et leurs mouvements, par un ensemble de propriétés qui,

en se rencontrant dans un organe en nombre plus ou moins grand et à un degré plus ou moins élevé, font que cet organe peut jouer le rôle de vrille d'une manière plus ou moins caractérisée.

ENROULEMENT HÉLIÇOIDE

On sait que lorsqu'une vrille est fixée à un support, la partie comprise entre le support et la base de la vrille s'enroule en spirale. Les botanistes ont assimilé cet enroulement ou contraction héliçoïde à l'enroulement autour du support; on dit généralement que l'enroulement autour du support se propage dans la partie libre de la vrille. Je me propose dans ce chapitre de contrôler cette opinion et de rechercher dans quelle mesure ces deux enroulements présentent les mêmes caractères ou des caractères différents.

La contraction héliçoïde de la partie libre accompagne il est vrai l'enroulement autour du support, mais il n'en résulte pas qu'elle en soit une dépendance et comme une continuation. Ne serait-il pas plus exact d'assimiler l'enroulement héliçoïde d'une vrille fixée à l'enroulement spontané d'une vrille arrivée au terme de son développement? C'est ce que va montrer une comparaison attentive des différentes sortes d'enroulement. Voyons d'abord les caractères communs aux deux enroulements héliçoïdes.

Toutes les vrilles ou parties de vrilles qui se contractent en hélice lorsqu'elles ont saisi un support, s'enroulent spontanément si elles n'ont pas rencontré de support et réciproquement. C'est ainsi que les pétioles de Clématite, la partie basilaire des vrilles de *Lathyrus* ou de Courge, qui ne s'enroulent pas spontanément, ne s'enroulent pas non plus en hélice après qu'un support a été saisi.

Darwin a indiqué un cas incompatible avec le fait que je

viens de signaler. On lit, en effet, dans son ouvrage (1), que les vrilles de *Smilax aspera* qui ont saisi un support ne présentent pas la contraction héliçoïde, et l'on sait d'ailleurs que les vrilles non enroulées se contournent plus ou moins régulièrement.

J'ai examiné avec soin un pied de *S. aspera* et j'ai vu que presque toutes les vrilles qui avaient rencontré un support s'étaient enroulées autour de ce support à peu près jusqu'à leur base; la partie libre de la vrille était alors supprimée; dans tous les cas où la partie libre de la vrille était assez longue, la contraction héliçoïde avait lieu avec une régularité plus ou moins grande et rappelait par son aspect la contraction des vrilles complètement libres.

Une différence cependant paraît distinguer l'enroulement héliçoïde d'une vrille libre de celui d'une vrille fixée; c'est que le premier se produit lorsque la vrille est arrivée au terme de sa croissance, tandis que le second peut commencer beaucoup plus tôt. Remarquons d'abord que lorsqu'une vrille est définitivement fixée à un support, ses mouvements cessent, sa croissance se ralentit, ses tissus se lignifient, en un mot elle acquiert le caractère d'une vrille vieille. Il est de plus un fait intéressant qui rapprochera encore mieux les deux enroulements héliçoïdes en les distinguant de l'enroulement autour d'un support.

Darwin a remarqué, en effet, que l'enroulement héliçoïde d'une vrille fixée se produisait d'autant plus rapidement que la vrille était plus âgée quand elle a saisi le support. « Une vrille complètement développée de *Passiflora quadrangularis* (2), qui avait saisi un bâton, commença à se contracter en huit heures, et en vingt-quatre heures elle forma plusieurs spires; une vrille plus jeune n'ayant atteint que le tiers de son développement, présenta la première trace de contraction au bout de deux jours après avoir saisi un tuteur, et, deux jours

(1) *Loc. cit.*, p. 200.
(2) *Loc. cit.*, p. 203.

après, elle forma plusieurs spires. » Si l'on se rappelle que l'enroulement autour d'un support se produit plus lentement dans une vrille complètement développée que dans une vrille d'âge moyen, on verra que l'enroulement héliçoïde n'est pas directement en rapport avec l'enroulement autour d'un support. L'action de ce dernier enroulement consiste seulement à hâter la maturité de la vrille et par conséquent la contraction héliçoïde; aussi est-il naturel que cette contraction suive de plus loin l'enroulement autour du support dans le cas où la vrille a commencé jeune encore à s'enrouler.

Un nouvel argument en faveur de cette manière de voir nous est fourni par la façon dont se conduisent les vrilles de Vigne. Lorsqu'une de ces vrilles ne rencontre pas de support, elle s'enroule spontanément en hélice, de façon que la face concave soit la face externe, c'est-à-dire celle qui fait suite au côté concave du crochet qui est au sommet. Lorsqu'il y a eu enroulement autour d'un support et que c'est la face externe qui est concave, l'enroulement héliçoïde de la partie libre se produit tout naturellement de la même façon que lorsqu'il n'y a pas de support; la face concave dans l'enroulement héliçoïde est la même que dans l'enroulement autour d'un support.

Supposons maintenant, ce qui arrive quelquefois mais rarement, que ce ne soit pas la face externe qui soit concave dans l'enroulement autour d'un support. Il sera alors intéressant de voir ce qui arrivera dans l'enroulement héliçoïde. Si cet enroulement n'est que la propagation de l'enroulement autour du support, c'est la même face qui devra être concave tout le long de la vrille. Si, au contraire, les deux enroulements sont de nature et de causes différentes, la face concave devra être la face externe dans la partie libre et, dans la partie qui est autour du support, devra être la face quelle qu'elle soit qui est arrivée au contact de ce support. La même face sera donc concave dans une partie de la vrille et convexe dans l'autre. C'est ce que j'ai observé sur plusieurs vrilles qui avaient touché le support par une autre face que la face externe. Il est donc im-

possible de dire, dans ce cas, que l'enroulement autour du support se soit propagé dans la partie libre de la vrille.

L'enroulement héliçoïde spontané d'une vrille complètement libre étant indépendant des conditions extérieures, est simplement la manifestation d'une propriété qu'a la vrille de s'allonger à un certain moment plus d'un côté que de l'autre; il est donc tout naturel que l'enroulement de la partie supérieure autour d'un support laisse subsister cette propriété dans la partie non enroulée, sans qu'on puisse dire pour cela que c'est l'enroulement autour du support qui se propage tout le long de la vrille.

Un autre point de ressemblance entre les deux enroulements héliçoïdes est la présence dans les deux cas de changements de sens dans l'hélice. Jusqu'à cette année, l'opinion classique était que les changements de sens ne se produisaient que lorsque la vrille était fixée à un support. M. Duchartre, dans son récent travail sur les vrilles des Cucurbitacées, a montré que les changements de sens pouvaient se produire et même se produisaient ordinairement sans l'intervention d'un support. En examinant d'autres plantes que les Cucurbitacées, on peut constater que la présence des changements est normale dans les vrilles non enroulées autour d'un support. Dans certains cas même, comme dans les vrilles de Légumineuses ou de Smilacées, ces changements de sens sont si nombreux qu'il y en a quelquefois autant que de tours de spire.

De ce que les changements de spire existent dans les deux sortes d'enroulement héliçoïde, M. Duchartre conclut que l'explication de ces changements, qui avait été donnée pour le cas d'une vrille fixée, perd de son intérêt. Il y a, à ce propos, une distinction à faire entre les deux enroulements héliçoïdes. Dans le cas d'une vrille non fixée à un support, toute explication des changements de sens est il est vrai peu utile, attendu que ces changements ne sont pas du tout nécessaires, et, de fait, ne se produisent souvent pas. Dans l'autre cas, au contraire, une explication est nécessaire et consiste à montrer que les changements de sens ne peuvent pas ne pas se pro-

duire. Pour rappeler cette application en quelques mots, je dirai que l'enroulement en hélice équivaut à une torsion (la torsion étant le cas limite de l'enroulement en hélice lorsque le cylindre qui enveloppe l'hélice devient très mince), et que lorsqu'une vrille est fixée par ses deux extrémités, on ne peut la tordre dans un sens sans provoquer en même temps dans une autre partie une torsion égale et de sens inverse. Il est donc utile, dans ce cas, de se rendre compte de la nécessité des changements de sens.

Si l'on demande maintenant pourquoi les changements de sens existent alors qu'ils ne sont pas nécessaires, je répondrai simplement qu'il y autant de raison pour que l'enroulement se fasse dans un sens que dans le sens opposé, et que par suite l'on ne doit pas s'étonner s'il a lieu tantôt dans un sens, tantôt dans l'autre. En se plaçant au point de vue de l'adaptation des organes à leurs fonctions, la présence des changements de sens dans les vrilles libres acquiert même un certain intérêt. On pourrait dire, en effet, que le rôle de la vrille étant de s'enrouler autour d'un support, elle a conservé, dans le cas où elle n'a pu jouer ce rôle, la forme qui lui était imposée dans le cas normal.

Les raisons qui ont été données pour montrer que l'enroulement autour d'un support ne peut s'expliquer uniquement par l'inégalité de croissance des deux faces perdent leur valeur quand il s'agit de l'enroulement héliçoïde. Une seule paraît subsister, c'est celle qui est relative au raccourcissement de la face concave observé par M. de Vries; mais ce raccourcissement peut s'expliquer de la manière suivante. Au moment où les vrilles perdent leur sensibilité, la turgescence de leurs tissus diminue; si cette diminution de turgescence se produit dans la face concave lorsque la croissance a cessé, il est tout naturel qu'il y ait un raccourcissement de cette face.

De cet ensemble de faits et de considérations, il résulte que l'enroulement en hélice de la partie libre d'une vrille fixée doit être assimilée à l'enroulement d'une vrille qui est arrivée au terme de sa croissance sans rencontrer de support. L'en-

roulement autour d'un support n'a qu'un rapport éloigné avec l'enroulement héliçoïde; son influence se réduit à accélérer plus ou moins l'enroulement héliçoïde en hâtant la

V

CONCLUSIONS

La première partie de ce travail a pour résultat d'établir la relation qui existe entre la structure d'une vrille et sa sensibilité.

Une face est d'autant plus sensible au contact qu'on trouve dans son voisinage un plus grand nombre de fibres à parois minces ou de cellules très allongées.

Les vrilles sensibles sur une seule face (Cucurbitacées, Passiflores) ne présentent de fibres que dans le voisinage de cette face; dans les vrilles qui sont sensibles sur toutes leurs faces, au contraire (Ampélidées), on trouve que les fibres et les cellules allongées sont réparties d'une façon symétrique par rapport à l'axe.

La présence de faisceaux libéro-ligneux dans le voisinage d'une face ne paraît pas avoir d'influence sur la sensibilité. Ainsi, dans les vrilles de Passiflores on trouve un anneau complet et régulier de faisceaux libéro-ligneux; et cependant on sait que les vrilles ne sont sensibles que sur une seule face; dans les vrilles de *Flagellaria*, les faisceaux se trouvent même uniquement du côté de la face non sensible.

Cette relation entre la structure d'une vrille et sa sensibilité étant générale, peut donc être considérée comme une nouvelle condition de l'enroulement, qui viendra se joindre aux conditions de morphologie externe déjà connues (forme, flexibilité, mouvements).

On a vu dans un autre chapitre que l'inégalité de croissance des deux faces ne suffisait pas pour expliquer l'enrou-

lement autour d'un support. Sans avoir la prétention d'expliquer complètement le mécanisme intime de la courbure, j'ai montré que la turgescence des cellules jouait un rôle important dans le phénomène.

Une dernière question étudiée est celle de l'enroulement héliçoïde. On considérait la contraction héliçoïde de la partie libre d'une vrille fixée comme étant la conséquence et en quelque sorte la propagation de l'enroulement autour du support. J'ai montré que ces deux phénomènes devaient être considérés comme tout à fait distincts. *La contraction héliçoïde de la partie libre d'une vrille fixée doit être comparée à l'enroulement spontané d'une vrille qui n'a pas atteint de support.*

Ce travail a été fait au laboratoire de botanique de l'École Normale supérieure.

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE I.

Cucurbita Pepo.

Fig. 1. Partie de la section transversale d'une vrille. — *ca*, cellules allongées; *cc*, cellules courtes; *f*, fibres du péricycle; *fl*, faisceaux libéro-ligneux. Sur la figure 3, on verra indiquée la portion de la section qui a été dessinée.

Fig. 2. Partie d'une section longitudinale; mêmes notations. On verra sur la figure 3 jusqu'à quelle profondeur s'étend cette section longitudinale.

Fig. 3. Section transversale schématique d'une vrille; la partie à droite de la ligne *st* est représentée par la figure 1. La ligne *st* indique jusqu'à quelle profondeur s'étend la section longitudinale représentée par la figure 2.

Bryonia dioica

Mêmes notations que pour les figures relatives au *C. Pepo.*

Fig. 4. Section transversale schématique d'une vrille. Le contour de la ligne *l* indique à peu près la partie de la section représentée par les figures 5 et 6.

Fig. 5. Portion de la section après l'enroulement; les fibres *f* ont maintenant des parois épaisses et lignifiées.

Fig. 6. Portion de la section avant l'enroulement; les fibres *f* ont encore des parois minces et non lignifiées.

Passiflora gracilis.

Fig. 7. Section transversale dans la région sensible d'une vrille après l'enroulement. — *f*, fibres du péricycle très abondantes sur la face sensible qui est à la partie supérieure du dessin; *fl*, faisceaux libéro-ligneux; *m*, cellules de la moelle d'autant plus minces et plus allongées qu'elles sont plus éloignées du centre, surtout du côté de la face sensible.

PLANCHE II.

Smilax Nux-vomica.

Fig. 8. Section transversale schématique d'une vrille. — *fl*, faisceaux libéro-ligneux; *l*, ligne qui sépare de l'écorce non lignifiée les tissus qui se lignifient après l'enroulement; *a*, partie de la moelle dont les cellules courtes et larges ne se lignifient pas après l'enroulement; *sl*, ligne indiquant la position de la section longitudinale représentée par la figure 9; *st*, ligne indiquant la portion de section transversale représentée par la figure 10.

Fig. 9. Section longitudinale suivant la ligne *sl* (fig. 8). — *e*, écorce; *cc*, cellules courtes de la moelle; *ca*, cellules allongées des rayons médullaires et du péricycle.

Fig. 10. Portion de section transversale. — *fl*, faisceaux libéro-ligneux; mêmes notations que pour la figure 9.

Vitis vinifera.

Fig. 11. Portion de vrille enroulée, montrant la face interne concave dans les deux branches de la vrille.

Fig. 12. Portion de vrille enroulée, montrant la face interne concave dans une branche et convexe dans l'autre.

Fig. 13. Portion de vrille enroulée, montrant la face interne convexe dans les deux branches de la vrille.

Fig. 14 et 15. Portion de vrille montrant le tronc recourbé de deux côtés différents.

Fig. 16. Section transversale schématique d'une vrille. — *lp*, liber primaire; *bp*, bois primaire; *cg*, couche génératrice; *ca*, zone composée de cellules très allongées; *st*, ligne indiquant la portion de section représentée par la figure 18; *sl*, ligne indiquant jusqu'à quelle profondeur a été faite la section longitudinale représentée par la figure 17.

Fig. 17. Portion de coupe longitudinale. — *cc*, cellules courtes; *ca*, cellules allongées; *e*, épiderme.

Fig. 18. Portion de coupe transversale. — *bs*, bois secondaire; *m*, moelle; mêmes notations que dans les deux figures précédentes.

Lathyrus latifolius.

Fig. 19. Section transversale schématique d'une vrille. — *f*, fibres du péricycle; *l*, liber; *b*, bois; *m*, moelle lignifiée après l'enroulement.

PLANCHE III.

Flagellaria indica.

Fig. 20. Tige de *Flagellaria*. — *a*, feuille faisant fonction de vrille; *b*, feuille ne faisant pas fonction de vrille; *c*, jeune feuille enroulée sur elle-même, dans la période de sensibilité.

Fig. 21. Extrémité grossie d'une feuille transformée en vrille.

Fig. 22. Partie d'une coupe transversale dans l'extrémité enroulée d'une feuille. — *f*, fibres du péricycle lignifiées; *fl*, faisceaux libéro-ligneux; *c*, cellules parenchymateuses.

Fig. 23. Coupe transversale dans la partie moyenne de la feuille *c* en *m* (fig. 20).

Fig. 24. Coupe transversale dans la partie enroulée; figure destinée à montrer la forme de la section; *f*, fibres.

Fig. 25. Coupe longitudinale, dans la partie enroulée d'une feuille, montrant les plissements de la face concave.

Fig. 26. Coupe transversale dans la partie supérieure de la feuille *c* en *s* (fig. 20). — *f*, fibres du péricycle; *ca*, cellules allongées; *fl*, faisceaux libéro-ligneux; *a*, cellules parenchymateuses.

Fig. 27. Coupe longitudinale dans la partie supérieure de la feuille *c* (fig. 20); mêmes notations que pour la figure 26.

Fig. 28. Portion de coupe transversale dans la partie non sensible d'une feuille en *m* (fig. 20).

Fig. 29. Coupe longitudinale dans la partie non sensible d'une feuille; cette figure et la précédente doivent être comparées aux figures 26 et 27. On voit ainsi la différence de structure des parties sensibles et non sensibles.

REVISION

DES

NOSTOCACÉES HÉTÉROCYSTÉES

CONTENUES

DANS LES PRINCIPAUX HERBIERS DE FRANCE

Par MM. Ed. BORNET et Ch. FLAHAULT

(TROISIÈME FRAGMENT)

TRIB. II. SIROSIPHONIACEÆ Rabenhorst

Flora europ. Algar., II, p. 2, 1865.

Des cellules divisées dans le sens de la longueur du trichome, des rameaux naissant de l'évolution d'une des cellules collatérales provenant de cette division, sont les caractères distinctifs de la tribu des Sirosiphoniacées. Ce mode de ramification n'exclut pas la présence de rameaux formés suivant le type ordinaire des Scytonémées. On rencontre ce dernier dans les parties de la plante où le trichome est composé d'une simple file de cellules et contenu dans une gaine tubuleuse. — La distinction en gaine continue et en gaine cloisonnée est surtout marquée dans ce groupe. La proportion relative des parties qui offrent l'une ou l'autre disposition varie dans les divers genres et les diverses espèces. Parfois les rameaux hormogonifères ont seuls une gaine continue. — Dans un genre nouvellement décrit (*Mastigocoleus* Lagerheim), certains rameaux se terminent en poil comme ceux des Rivulariacées. — Les hétérocystes occupent la place d'un article entier lorsque le trichome est formé de cellules non divisées longitudinalement; dans le cas contraire ils se

forment aux dépens d'une des cellules collatérales périphériques. Dans certains *Stigonema* dont la gaine est très fortement colorée, ils sont parfois peu apparents, mais on les met aisément en évidence au moyen du chloroiodure de zinc. — Dans ce groupe les hormogonies fournissent de bons caractères différentiels. — Les spores sont encore peu connues et seulement dans le genre *Stigonema* où elles ont été découvertes par M. Borzi (1). M. Hansgirg a vu dans l'*Hapalosiphon laminosus* des corps arrondis qu'il suppose pouvoir être des spores (2). — Dans le *Nostochopsis* M. N. Wille (3) a signalé des *cocci*, sortes de conidies chroococcoïdes que M. de Lagerheim croit avoir retrouvées dans le *Mastigocoleus* (4).

Deux genres (*Hapalosiphon* et *Stigonema*) croissent en gazons indéterminés; deux autres (*Capsosira* et *Nostochopsis*) ont une fronde semblable à celle des Rivulaires. Le *Mastigocoleus* se développe dans l'épaisseur des vieilles coquilles.

Les 17 espèces de Sirosiphoniacées qui nous sont connues se répartissent en cinq genres. Trois (*Mastigocoleus*, *Capsosira* et *Nostochopsis*) sont monotypes; le genre *Hapalosiphon* n'a que deux espèces; le *Stigonema* en renferme 12. Une seule espèce est marine; quelques-unes croissent dans les eaux thermales (*Hapalosiphon laminosus* et *Stigonema thermale*, d'autres dans l'eau stagnante des fossés et des mares (*Hapalosiphon pumilus*, *Stigonema ocellatum*, *informe*, *Capsosira*), dans les rivières (*Nostochopsis*), sur les roches humides, sur la terre, le bois, etc. — Deux genres sont cosmopolites (*Hapalosiphon*, *Stigonema*), deux sont propres à l'Europe; le *Nostochopsis* a été rencontré en Amérique et à Sumatra.

Si l'on examine le rapport de proportion des espèces européennes avec les espèces des autres régions, l'on trouve que l'Europe présente 11 espèces, l'Amérique 12, dont 8 sur la

(1) *Morfologia*, etc. (*Nuovo Giornale bot. ital.*, 1879, vol. XI, p. 377).

(2) *Bemerkungen zur Systematik einiger Süsswasseralgen*, 1884, p. 19, fig. 22.

(3) *Bidrag til Sydamerikas Algflora*, I-III, Stockholm, 1884, p. 9.

(4) *Note sur le* Mastigocoleus, in *Notarisia*, vol. I, p. 68.

côte atlantique et 2 sur la côte du Pacifique; 6 de ces espèces paraissent spéciales au continent américain; toutes les autres régions en fournissent seulement 7; le Japon en a 1, les îles Sandwich 3, la Nouvelle-Calédonie 1, Sumatra 1, etc. Cette disproportion est évidemment due à la manière déplorablement insuffisante dont a été explorée une immense partie de la terre au point de vue des Algues inférieures.

GENERUM SIROSIPHONIACEARUM CLAVIS ANALYTICA.

SUB-TRIBUS I. *Stigonemeæ* Borzi. — Vaginæ ambitu distincte definitæ.

A. Fila libera.

1. Trichomata e simplici cellularum serie constantia.

Heterocystæ terminales vel laterales; rami biformes, alii cylindrici, alteri in pilum attenuati definiti. Planta in conchis vetustis crescens..... XI. MASTIGOCOLEUS.

Heterocystæ intercalares; rami in pilum non producti. Plantæ aquaticæ, teneræ, molles, virides..... XII. HAPALOSIPHON.

2. Articuli filorum majorum e cellulis binis vel plurimis formati. Heterocystæ sæpius laterales, passim intercalares. Plantæ terrestres vel aquaticæ, rigidæ, atro-fuscæ. XIII. STIGONEMA.

B. Fila (e simplici cellularum serie composita) in frondem definitam paralleliter concreta..... XIV. CAPSOSIRA.

SUB-TRIBUS II. *Nostochopsideæ*. — Vaginæ extus in massam gelatinosam amorphan confluentes.

Trichomata e simplici cellularum serie formata. Heterocystæ sæpissime laterales stipite brevi suffultæ..... XV. NOSTOCHOPSIS.

Sub-tribus I. — STIGONEMEÆ.

XI. — Mastigocoleus Lagerheim

in *Notarisia*, vol. I, p. 65, 1886.

Fila libera, irregulariter ramosa. Articuli, præter ramigeros, unica cellula constantes. Rami biformes, partim cylindrici, partim flagelliformes (in pilum attenuati). Vagina continua. Heterocystæ singulæ (rarissime binæ) terminales vel laterales, numquam intercalares. Multiplicatio hormogoniis [et cellulis chroococcoideis?]. Sporæ ignotæ. Contentus cellularum homogeneus.

1. M. testarum Lagerheim

Note sur le Mastigocoleus, *nouveau genre des Algues marines de l'ordre des Phycochromacées*, in *Notarisia*, 1886, I, p. 65, tab. I.

Filis varie curvatis, 6-10 μ crassis; vaginis tenuibus hyalinis; trichomatibus 3,5-6 μ crassis, glaucis; articulis cylindricis vel subcylindricis; heterocystis trichomatis diametrum superantibus, 6-18 μ latis et longis (v. s.).

Hab. Suecia in testis vetustis, in littore arenoso ad Kristineberg in Bahusia (Lagerheim).

XII. — Hapalosiphon Nægeli

in Kützing, *Species Algar.*, p. 894, 1849.

Merismomyria, Tolypothrix, Mastigocladus, Calothrix spec.

Fila libera, lateraliter haud concreta, e cellulis singulis, rarius binis formata, ramosa. Rami erecti a filo primario repente parum diversi. Vaginæ fere ubique continuæ. Heterocystæ intercalares. Plantæ aquaticæ, cæspitoso-floccosæ, teneræ. (Conf. Itzigsohn, *Skizzen zu einer Lebensgeschichte*

des Hapalosiphon Braunii, 1855; — Borzi, *Morfologia* etc., in *N. Giornale bot. ital.*, XI, p. 381, 1879.)

Les *Hapalosiphon* ont beaucoup de ressemblance avec le *Stigonema thermale* (*Fischera thermalis* Schwabe) et le *Stigonema hormoides* Kützing, qui sont, comme eux, presque entièrement formés d'une simple file de cellules. Ils s'en distinguent par l'aspect de leurs filaments qui sont plus délicats et rappellent ceux des *Tolypothrix* et des *Anabæna*. Ils n'ont en outre que des hétérocystes intercalaires, tandis que les hétérocystes latéraux sont fréquents chez les *Stigonema* précités.

Dans les parties jeunes, la ramification se fait quelquefois de la même manière que chez les Scytonémées.

M. Hansgirg a observé chez l'*Hapalosiphon laminosus* des corps arrondis à contenu granuleux, entourés d'une enveloppe assez épaisse, qu'il suppose pouvoir être des spores. (Voy. Hansgirg, *Bemerkungen zur Systematik einiger Süsswasseralgen*, p. 18.)

SPECIERUM CLAVIS ANALYTICA.

Thermalis, pulvinatim expansa, filis primariis 3-6 μ crassis..... 1. *H. laminosus.*

Stagnalis, cæspitosa, filis primariis 12-24 μ crassis. 2. *H. pumilus.*

1. H. laminosus Hansgirg

Ueber den Polymorphismus der Algen (*Botanisches Centralblatt*, 1885, XXII, p. 48); — Bornet et Flahault, *Tableau synoptique des Nostochacées filamenteuses hétérocystées*, p. 18, in *Mémoires de la Soc. des sc. de Cherbourg*, XXV, 1885, p. 210; — Wittrock et Nordstedt, *Algæ exsiccatæ*, fasc. XVI, n°s 758, 759, 760!, 761 (ex parte).

ANABÆNA THERMALIS (Bory) H. Serres, *Notes sur l'*Anabæna *de la* Fontaine Chaude de Dax (*Bulletin de la Société de Borda à Dax*, 1880, p. 13); — J. Thore, *Algues des sources thermales de Dax* (*Bull. de la Soc. de Borda à Dax*, 1885), groupe C, p. 8 à 10, tab. III, fig. 3.

MERIZOMYRIA APONINA Kützing, *Algar. aq. dulc.*, Dec. XIV, n° 133!, 1836.

NOSTOC ANISOCOCCUM Schwabe, *Ueber die Algen der Karlsbader warmen Quellen*, in *Linnæa*, 1837, t. XIV, p. 126 (ex parte sec. specim. auth. in herb. Grunow); non Schwabe in Sprengel, *Systema vegetabilium*, IV, pars I, p. 372, nec Schwabe, *Flora Anhaltiana*, II, p. 134; — Richter, *Hedwigia*, 1882, p. 50.

MERIZOMYRIA LAMINOSA Kützing, *Phycologia general.*, p. 232, 1843; *Species Algar.*, p. 325; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 13, tab. 45, fig. I (valde imperfecta).

ANABÆNA CALIDA Kützing, *Species Algar.*, p. 289, 1849; *Tabulæ phycolog.*, I, p. 51, tab. 94, fig. III, fide Hansgirg, *Bemerkungen zur Systematik einiger Süsswasseralgen*, p. 16, in *Œsterreisch. bot. Zeitschrift*, 1884.

ANABÆNA CHILENSIS Montagne, *Flora Chilena*, VIII, p. 387, 1852; *Sylloge*, etc., p. 469; e specim. auth. in herb. Mus. Par.!

SPHÆROZYGA GARELLIENSIS Montagne in Cazin, *Conferves des eaux de Valdieri (Annales de la Soc. d'Hydrologie médicale de Paris*, V), p. 10, 1859; e specim. auth. in herb. Mus. Par.!

PHORMIDIUM SMARAGDINUM Rabenhorst, *Algen*, n° 856, 1859; an Kützing?

MASTIGOCLADUS LAMINOSUS Cohn, *Ueber die Algen des Karlsbader Sprudels*, in *Abhandl. der Schlesische Gesellschaft für vaterländische Cultur*, 1863, II, p. 39; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 26 et 84; *Algen*, n° 2153 (pro parte); — Hansgirg, *Bemerkungen zur Systematik einiger Süsswasseralgen*, 1884, p. 16, fig. 15-22.

Hujus loci sunt, ut videtur :

CONFERVA VANDELLI Beggiato, *Delle Terme Euganèe*, p. 55, tab. III, fig. I, 1833, fide Meneghini, *Conspectus Algologiæ Euganeæ*, p. 8.

SPHÆROZYGA BULLOSA Kützing, *Algar. aq. dulc.*, Dec. XIV, n° 135, 1836.

ANABÆNA BULLOSA Meneghini, *Conspectus Algologiæ Euganeæ*, p. 8, 1837; — Kützing, *Phycologia general.*, p. 212; *Phycolog. germanic.*, p. 172; *Species Algar.*, p. 228; *Tabulæ phycolog.*, I, p. 50, tab. 93, fig. II; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 183; — Richter, *Hedwigia*, 1882, p. 53.

ANABÆNA RUDIS Meneghini, *Conspectus Algologiæ Euganeæ*, p. 8, 1837; — Kützing, *Species Algar.*, p. 228; *Tabulæ phycolog.*, I, p. 50, tab. 93, fig. IV.

Strato difformi vel expanso, carnose-spongioso vel compacto, calce partim indurato, ærugineo; filis intricatis adspectu diversissimis : adultis 6 μ crassis, tegumentis distinctis, sæpe torulosis, e cellulis singulis, sparsim binis, sphærico-depressis, doliiformibus vel cylindricis formatis, ramosis; ramis unilateralibus erectis, filo primario dimidio tenuioribus, cellulis cylindricis elongatis; — junioribus, filis *Anabænarum* subsimilibus, vaginatis seu evaginatis, paralleliter congestis, medio torulosis, in utroque fine attenuatis, nunc simplicibus, nunc ramosis, ramis singulis vel geminatim geniculatis, vel cruribus duobus suffultis, cellulis angustioribus elongatis; heterocystis intercalaribus sæpius cellulis vegetativis latioribus, sphæricis vel oblongis (v. v.).

Hab. in thermis calidioribus Galliæ ad Dax (J. Thore !), Néris (Gay!), etc., Germaniæ ad Baden-Baden (Zeller !), Carlsbad (Schwabe!, Kützing!, etc.), Italiæ ad Valdieri (Garelli!), etc., Americæ ad Coquimbo Chilensium (Gay!) et Asiæ.

De toutes les Nostocacées que nous avons examinées, aucune ne revêt des formes aussi dissemblables que l'*Hapalosiphon laminosus*, et, pour

aucune, il ne serait plus nécessaire de suivre les divers états du développement sur des plantes cultivées sans mélange de productions étrangères. Nulle part il ne serait aussi utile d'étudier comparativement les plantes qui vivent dans les diverses eaux thermales. Les échantillons qui en proviennent présentent le plus souvent, en même temps que des particularités de structure parfaitement concordantes, des différences dont nous ne saurions dire, d'après les matériaux que nous possédons, si elles sont constantes ou accidentelles. Pour quelques formes il existe des descriptions faites sur le vivant par des observateurs locaux, mais ces descriptions fournissent rarement les détails réclamés par l'état actuel de la science et qui sont indispensables pour caractériser le genre et l'espèce auxquels ces formes appartiennent. En attendant que l'avenir nous éclaire sur la valeur de ces différences, nous avons réuni les plantes des eaux thermales chez lesquelles nous avons rencontré une véritable ramification et dont les filaments ont une épaisseur de 3-6 μ. D'autres plantes, chez lesquelles nous n'avons aperçu aucune trace de ramification, comme les *Anabœna bullosa* et *rudis*, appartiennent vraisemblablement à la même espèce; mais nous n'avons pas cru devoir opérer une réunion définitive que nos observations ne justifiaient pas entièrement.

A l'état complet, les filaments consistent en une file de cellules tantôt cylindriques, tantôt subsphériques, qui produisent, à la manière des Sirosiphoniacées, des rameaux latéraux dirigés d'un seul côté. Le tégument qui les entoure est plus ou moins ferme; quelquefois il diffluе en une enveloppe mucilagineuse dont les contours sont mal limités. Les rameaux sont d'un diamètre notablement moindre que celui des filaments primaires. Lorsqu'ils sont pourvus d'une gaine ferme et distincte, les rameaux ont tout à fait l'aspect de filaments d'*Hypheothrix*; ils rappellent au contraire les *Anabœna* quand la gaine est mucilagineuse ou diffluente. — Des hétérocystes de forme variable, tantôt nombreux, tantôt rares, entrecoupent çà et là les trichomes.

Les filaments adultes et complets dont nous venons de parler ne représentent qu'une faible partie du volume de l'Algue, au moins à certaines saisons et dans certaines localités. Pendant la période de végétation active, la masse de l'Algue se présente sous une autre apparence. Et ici quelques remarques préalables ne seront peut-être pas inutiles.

On sait que les Nostocacées traversent généralement une période de développement et de multiplication rapides, opérée par la segmentation des trichomes. Dans la plupart des cas cette segmentation est un phénomène passager et les segments, qui sont souvent des hormogonies, passent par un état de repos avant de se développer en un nouvel individu. Il n'en est pas ainsi dans l'*Hapalosiphon laminosus*. Les segments végètent immédiatement et avec continuité; ils se segmentent et se

ramifient d'une manière qui rappelle beaucoup plus celle des Nostocacées et des Scytonémacées que celle du groupe auquel la plante adulte se rattache. En outre leur aspect toruleux et moniliforme est bien plus près de celui des *Anabæna* que de l'état adulte de l'espèce dont ils proviennent. Ils sont nus comme les hormogonies, disposés parallèlement, droits ou contournés. Dans leur partie moyenne, les cellules sont sphériques, comprimées ou en tonneau; aux extrémités, elles sont cylindriques, allongées et très étroites, de sorte que ces parties terminales ressemblent aux poils des *Calothrix*. Toutefois cette partie atténuée n'est pas un poil, car les articles qui la composent sont remplis de protoplasma coloré et conservent la faculté de se diviser et de se développer. On observe çà et là des hétérocystes dont le volume est, en général, un peu plus grand que celui des articles végétatifs. — Ces segments se multiplient par division transversale de manières assez différentes. Tantôt une des cellules de la série s'accroît obliquement et produit un prolongement qui déplace latéralement la cellule contiguë ainsi que le fragment de trichome qu'elle termine, et s'allonge parallèlement à celui-ci; tantôt deux cellules contiguës s'accroissent latéralement dans le même sens et forment deux rameaux accolés qui sortent presque à angle droit, à la manière des pseudo-rameaux des *Scytonema*, et finissent par se séparer; tantôt une des deux cellules ayant un peu d'avance sur l'autre, les deux rameaux sont réunis au sommet par une cellule qui peut rester simple ou donner naissance à un filament plus ou moins allongé, d'une manière semblable à celle qu'on observe dans le *Brachytrichia Balani*. Les filaments parallèles nés simultanément de deux cellules semblables sont quelquefois si exactement pareils, qu'on pourrait croire qu'ils résultent de la division longitudinale d'un filament. Mais il est impossible de constater la réalité de cette division. — Indépendamment de la segmentation accompagnée de la formation de fausses ramifications, on rencontre dans plusieurs segments l'accroissement latéral avec division longitudinale de certains articles; ce sont des commencements de rameaux du type normal des Sirosiphoniacées. Ces filaments, dont les téguments sont peu ou pas apparents, ne diffèrent plus alors des filaments adultes que nous avons décrits plus haut.

L'allongement de la période de multiplication végétative de cette Algue est un phénomène remarquable, mais qui ne nous semble pas de nature à justifier le maintien du genre *Mastigocladus*. La ressemblance est trop grande entre l'*Hapalosiphon laminosus* adulte et l'*Hapalosiphon pumilus* pour qu'il convienne de les séparer génériquement.

Plusieurs espèces de Phycochromacées filamenteuses présentant la même apparence extérieure croissent dans les eaux thermales. Quelquefois on les trouve séparées; le plus souvent elles sont mélangées, de telle sorte que, sans des indications très précises que les auteurs ne

donnent pas toujours, il est impossible de déterminer quelle espèce particulière chacun d'eux a voulu désigner. Nous ne saurions reconnaître, par exemple, si le *Fucus thermalis* de Secondat (*Observations de physique et d'histoire naturelle*, Paris, 1750, p. 12), le *Tremella thermalis* Springfield (*Histoire de l'Académie de Berlin*, 1752, VIII, p. 102), etc., appartiennent ou non à l'*Hapalosiphon laminosus*. Pour les temps plus récents, nous sommes mieux renseignés. Grâce aux échantillons authentiques renfermés dans l'herbier de Bory, nous savons que le *Tremella thermalis* de Thore (*Essai d'une Chloris du département des Landes*, p. 448, 1803) et l'*Anabæna thermalis* de Bory (*Diction. class. d'hist. nat.*, vol. I, p. 308, 1822) sont presque entièrement composés de *Leptothrix lamellosa* Kützing. Bien que l'*Hapalosiphon laminosus* croisse aussi dans la fontaine chaude de Dax, comme le montre la figure 3 de la planche III des *Algues des eaux thermales de Dax*, récemment publiées par M. J. Thoré, et, comme nous avons pu le vérifier sur des échantillons vivants, nous n'avons pu en apercevoir la moindre trace parmi les filaments étrangers entremêlés au *Leptothrix*.

Il n'en est pas de même pour les exemplaires originaux de l'*Anabæna monticulosa* de Bory (*Diction. class. d'hist. nat.*, vol. XII, p. 482, 1827). On y rencontre des fragments d'*Hapalosiphon*, mais tellement clairsemés dans la masse formée par le *Leptothrix lamellosa*, que les filaments de cette dernière Algue sont probablement les seuls que Bory ait aperçus. En tous cas la description ne laisse pas entrevoir qu'il les ait remarqués.

L'échantillon que M. Kützing a distribué dans ses Décades (n° 133), sous le nom de *Merizomyria aponina*, nom qu'il changea plus tard en *Mer. laminosa*, est une plante pure, suffisamment caractérisée pour fournir un point de départ fixe et précis.

C'est aussi une plante appartenant indubitablement à l'*Hapalosiphon laminosus* que le *Nostoc anisococcum* récolté à Carlsbad par Schwabe. Les observations que nous avons faites sur un échantillon étiqueté de sa main sont entièrement conformes à celles de M. Richter (*Hedwigia*, 1882, p. 50). Le nom spécifique d'*anisococcum*, qui date de 1827, aurait la priorité sur celui de *laminosus* s'il était prouvé que le *Nostoc anisococcum*, décrit dans le *Systema vegetabilium* de Sprengel (vol. IV, pars I, p. 372), d'après une Algue des environs de Dessau, est identique à celle que l'auteur a trouvée plus tard à Carlsbad. Mais outre que, à priori, l'assimilation est au moins douteuse entre une Algue qui n'a jamais été rencontrée ailleurs que dans les eaux thermales et une plante des ruisseaux et des étangs, nous savons par M. Richter que le *N. anisococcum* de Dessau appartient au genre *Sphærozyga*.

Selon M. Kützing, l'*Oscillaria laminosa* Ag. (*Flora*, 1827, p. 633) comprendrait deux espèces différentes; il rapporte l'une à son *Leptothrix*

lamellosa, l'autre au *Merizomyria laminosa*. Deux exemplaires d'Agardh, provenant de Carlsbad, se trouvent dans l'herbier du Muséum de Paris; tous deux répondent au *Leptothrix* et ne contiennent pas d'*Hapalosiphon*.

Le genre *Merizomyria* a été établi par Pollini (*Sulle Alghe viventi nelle Terme Euganee*, p. 9, 1817) pour une Algue que M. Meneghini place dans le genre *Microcoleus*, mais qui, d'après la figure et la description, semblerait plutôt appartenir aux *Dichothrix*. Nous n'en avons pas vu d'exemplaire original. Nous connaissons au contraire trois des espèces qui constituent le genre *Merizomyria* de M. Kützing; elles forment un assemblage hétérogène qui rend ce genre complètement inadmissible. Le *Merizomyria ulvoides* est composé d'une Lyngbyée et d'une Chroococcacée; le *M. littoralis* est un *Sphærozyga;* dans le *M. laminosa*, comme le montre la figure des *Tabulæ phycologicæ*, l'auteur confond dans la même espèce l'*Hapalosiphon laminosus* et le *Leptothrix lamellosa*, qui sont si souvent associés.

Le même mélange existe dans les échantillons de Néris et de Valdieri que nous avons examinés. Les filaments d'*Hapalosiphon* provenant de ces deux localités ressemblent à ceux des *Sphærozyga;* les cellules qui les terminent sont atténuées en pointe plus aiguë que dans les exemplaires de Carlsbad.

Dans les plantes précédentes, l'état hormogonial est prédominant; les filaments sont teruleux; les gaines nulles ou mal définies. Il n'en est pas ainsi chez l'*Anabæna Chilensis* Montagne, non plus que dans l'Algue de Bade, distribuée par Rabenhorst sous le nom de *Phormidium smaragdinum*. Les filaments de ces deux Algues ressemblent à ceux des *Tolypothrix*.

A voir l'irrégularité des cellules qui constituent les filaments de plusieurs Algues répandues dans les herbiers sous le nom d'*Anabæna bullosa*, il nous paraît vraisemblable que ces Algues ne sont que des états de l'*Hapalosiphon*. Lorsqu'elles présentent des hétérocystes, la conjecture est encore plus plausible; mais parfois, comme dans les échantillons publiés dans les Décades de M. Kützing (n° 135), il est impossible d'en découvrir le moindre vestige. Il en est de même pour l'*Anabæna rudis* Meneghini, qui ne diffère peut-être pas du *bullosa*. Nous n'avons pas observé non plus, dans ces divers échantillons, la division longitudinale des articles ni la ramification caractéristiques des Sirosiphoniacées. Faute de ces caractères, nous nous bornons à rapprocher ces Algues de l'*Hapalosiphon laminosus* au lieu de les y réunir définitivement, à l'exemple de MM. Hansgirg et Richter.

2. **H. pumilus** Kirchner

Kryptogamenflora von Schlesien, Algen, p. 231, **1878**.

TOLYPOTHRIX PUMILA Kützing, *Phycologia general.*, p. 227, **1843**; *Species Algar.*, p. 313; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 9, tab. 31, fig. I, e specim. auth. in herb Thuret!; — Rabenhorst, *Algen*, n° 155!; — Desmazières, *Pl. cryptog. de France*, sér. II, n° 136!; — (non Mougeot et Nestler, *Stirpes Vogeso-rhenanæ*, n° 1489).

TOLYPOTHRIX FUSCESCENS Brébisson in Kützing, *Species Algar.*, p. 313, **1849**; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 9, tab. 31, fig. III, e specim. authent.!; — Rabenhorst, *Algen*, n° 1526!; *Flora europ. Algar.*, II, p. 283.

HAPALOSIPHON BRAUNII Nægeli in Kützing, *Species Algar.*, p. 894, **1849**; — Mougeot et Nestler, *Stirpes Vogeso-rhenanæ*, n° 1284! (non 1489); — Fischer, *Beiträge zur Kenntniss der Nostochin.*, p. 92, fig. 12; — Itzigsohn, *Skizzen zu einer Lebensgeschichte des* Hapalosiphon Braunii, tab. 4, fig. 1 à 25; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 283; — Wittrock et Nordstedt, *Algæ exsicc.*, n° 95!; — Borzi, *Morfologia e biologia delle Alghe ficocromacee*, in *N. Giornale bot. ital.*, XI, p. 384.

HAPALOSIPHON BREBISSONII Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 284, **1865**; — Wittrock et Nordstedt, *Algæ exsicc.*, n° 94 (forma β *globosa*!); — Borzi, *Morfologia*, etc., *loc. cit.*, p. 384; — Wolle, *Bulletin of Torrey Club*, 1881, p. 39.

CALOTHRIX RHIZOMATOIDEA Reinsch, in *Hedwigia*, V, p. 153, **1866**; in Rabenhorst, *Algen*, n° 1904!; *De speciebus generibusque nonnullis*, p. 3.

TOLYPOTHRIX RHIZOMATOIDEA Reinsch, *Algenflora von Franken*, p. 52, **1867**.

HAPALOSIPHON FUSCESCENS Borzi, *loc. cit.*, p. 383, **1879**.

Thallo floccoso-cæspitoso, sordide ærugineo, 3 millim. alto; filis primariis repentibus intricatis, 21-24 μ crassis, sæpe torulosis, latere superiori dense ramosis, e cellulis singulis, passim binis ternisve, diametro subæqualibus, vagina crassiuscula septata involutis, formatis; filis secundariis erectis, 9-12 μ crassis, elongatis, simplicibus; trichomatibus e cellulis singulis, cylindricis, diametro longioribus, in vagina continua inclusis, constantibus; heterocystis intercalaribus; hormogoniis 100-300 μ longis, 6 μ crassis, e 14-50 cellulis formatis (v. v.).

Hab. ad folia et caules plantarum in stagnis, paludibus et fossis turfosis Norvegiæ (Hofman-Bang in herb. Grunow!), Sueciæ (Wittrock et Nordstedt!), Galliæ superioris et mediæ!, Germaniæ (Rabenhorst's Algen), Americæ fœderatæ (Wolle!), Brasiliæ (Löfgren!), insularum Sandwich (Berggren!) et Indiæ orientalis (Bengalia, Kurz, n° 3130, in herb. Grunow!).

SPECIES EXCLUDENDÆ.

Hapalosiphon Bouteillei Borzi, *Morfologia e biologia delle Alghe ficocromacee*, in *N. Giorn. ital. bot.*, XI, p. 384 = *Hassallia Bouteillei* nob.
hormoides Rabenhorst, *Kryptogamenflora von Sachsen*, p. 116, 1863 = *Stigonema hormoides* nob.

XIII. — Stigonema Agardh

Systema Algar., p. XX, 1824.

Conferva, Scytonema, Bangia, Sirosiphon, Hassallia, Hapalosiphon spec.

Fila libera, rarius lateraliter aggregata, in frondem definitam non concreta. Articuli filorum majorum e cellulis binis vel pluribus formati. Heterocystæ sæpius laterales, passim intercalares. Plantæ terrestres, rigidæ, atro-fuscæ, vel aquaticæ, pulvinatæ, molliores. (Conf. Borzi, *Morfologia e biologia delle Alghe ficocromacee*, in *N. Giorn. bot. ital.*, 1879, vol. XI, p. 374.)

Les hormogonies terminent les rameaux ordinaires ou se développent dans des ramules particuliers. Elles sont solitaires ou sériées. Quand elles ont été mises en liberté par la rupture du sommet de la gaine, celle-ci se contracte et se resserre en s'atténuant en cône. Les portions de gaine vide persistent pendant longtemps ; elles ont servi quelquefois à caractériser certaines espèces (*Sirosiphon vestitus* Nægeli), mais à tort, attendu qu'on en trouve de pareilles dans toutes les espèces du genre. Après la sortie des hormogonies, il peut arriver que les cellules sous-jacentes se développent en un nouveau rameau qui s'allonge dans la gaine vide. Cette reconstruction du rameau est rare dans les ramules hormogonifères latéraux ; elle est plus fréquente lorsque les hormogonies sont terminales. Si ce phénomène se produit à plusieurs reprises, le filament présente des renflements lamelleux qui rappellent les entonnoirs des *Scytonema Myochrous*, etc.

Nous avons suivi dans tous ses états le développement des hormogonies du *Stigonema minutum* Hassall, et, pour un détail, nos observations ne sont pas d'accord avec celles que M. Borzi a faites sur l'espèce qu'il nomme *St. pulvinatum*. Dans tous les jeunes individus que nous avons examinés, le premier hétérocyste était intercalaire ; nous l'avons vu

manquer, mais jamais il n'a été terminal. Le développement est d'ailleurs très simple. L'hormogonie, arrivée au repos, s'entoure immédiatement d'une membrane qui s'épaissit peu à peu et se colore, ou bien elle multiplie ses cellules pendant quelque temps avant de former sa membrane. Puis quelques cellules de la région moyenne se divisent longitudinalement et le premier hétérocyste apparaît. Ensuite naissent les rameaux, qui se forment le plus souvent aux deux extrémités du filament, de sorte que celui-ci prend la forme d'un U ou d'un fer à cheval. Plus tard se montrent des rameaux intermédiaires dont beaucoup deviennent immédiatement hormogonifères. On reconnaît encore dans les plantes adultes la trace de ce mode de développement, car elles sont fixées par le milieu et non par une extrémité. Le *St. panniforme* se comporte tout à fait de même.

Les spores ont été vues par M. Borzi dans quatre espèces de *Stigonema*. Ce sont les cellules des vieux filaments qui s'enkystent. Mises en liberté par la destruction de la gaine maternelle, elles se dispersent dans l'eau, soit isolément, soit en groupes de deux ou de quatre. Leur couleur est d'un brun roux; leur tégument est lisse et très distinct. — Pendant la germination, le tégument ne se rompt pas, mais se dissout sur le côté pour laisser sortir le filament qui résulte de la division répétée de la cellule par des cloisons parallèles.

On sait que plusieurs espèces de *Stigonema* concourent à la formation de divers Lichens. La présence des hyphes dans l'épaisseur de la gaine modifie le développement de l'Algue, qui devient plus robuste, plus opaque et ne représente plus l'état normal de l'espèce. Les échantillons ainsi modifiés se rencontrent surtout dans les lieux très secs : ils doivent être exclus du cadre des descriptions algologiques. Les formes ci-après, qui ont été décrites comme espèces d'Algues, sont des Lichens plus ou moins avancés ou en voie de formation.

Sirosiphon pulvinatus Desmazières, *Pl. crypt. de France*, sér. II, n° 138.
Sirosiphon Sauteri Rabenhorst, *Algen*, n° 141.
Sirosiphon saxicola β *Peruanus* Martens = *Lichenosphæria Lenormandi* Bornet.
Sirosiphon scytonematoideus Wood = *Dichonema*.
Sirosiphon silvestris Itzigsohn in Rabenhorst, *Algen*, n° 427 (non 1176).
Stigonema pannosum Erbario crittog. ital., n° 1171.
Stigonema Ravenelii Berkeley, Wood.
Stigonema solidum (Kütz.) Rabenhorst, *Algen*, n° 1147.

En général, on peut présumer qu'un *Stigonema* est lichénisé à son défaut de transparence et aux hyphes souvent colorés en bleu qui adhèrent à sa base. Mais le moyen le plus sûr de le constater est de faire bouillir la plante dans la potasse caustique, de laver à l'alcool, puis à l'eau, et, si l'on veut, de colorer la préparation avec le vert de méthyle, qui se fixe sur les hyphes et en dessine toutes les sinuosités.

A l'exemple de M. Borzi (1), nous divisons le genre *Stigonema* en deux sous-genres, d'après la dissemblance plus ou moins prononcée qui existe entre les rameaux et le filament primaire. Le premier sous-genre, que nous désignons sous le nom de *Fischerella* (2), tient en quelque sorte le milieu entre les *Hapalosiphon* et les *Stigonema*. La structure plus compliquée du filament primaire, ainsi que la position des hétérocystes, rapprochent les *Fischerella* des *Stigonema* plutôt que des *Hapalosiphon*; ils ressemblent davantage à ces derniers par la simplicité, la longueur et la délicatesse de leurs rameaux.

SPECIERUM CLAVIS ANALYTICA.

SUB-GENUS I. **Fischerella.** — Fila biformia : primaria horizontalia, torulosa; secundaria primariis multo tenuiora, unilateralia, elongata, erecta, per longum spatium hormogoniifera.

Stratum pulvinatum atro-olivaceum vel ærugineum, semi-millimetr. altum; fila primaria 10-13 μ crassa; rami 7-9 μ crassi, sæpe torulosi..... 1. *S. thermale.*

Stratum pulverulentum atro-fuscum; fila 1-2 decimillim. alta; fila primaria repentia, 10 μ crassa; rami 6 μ crassi cylindrici, æquales..... 2. *S. muscicola.*

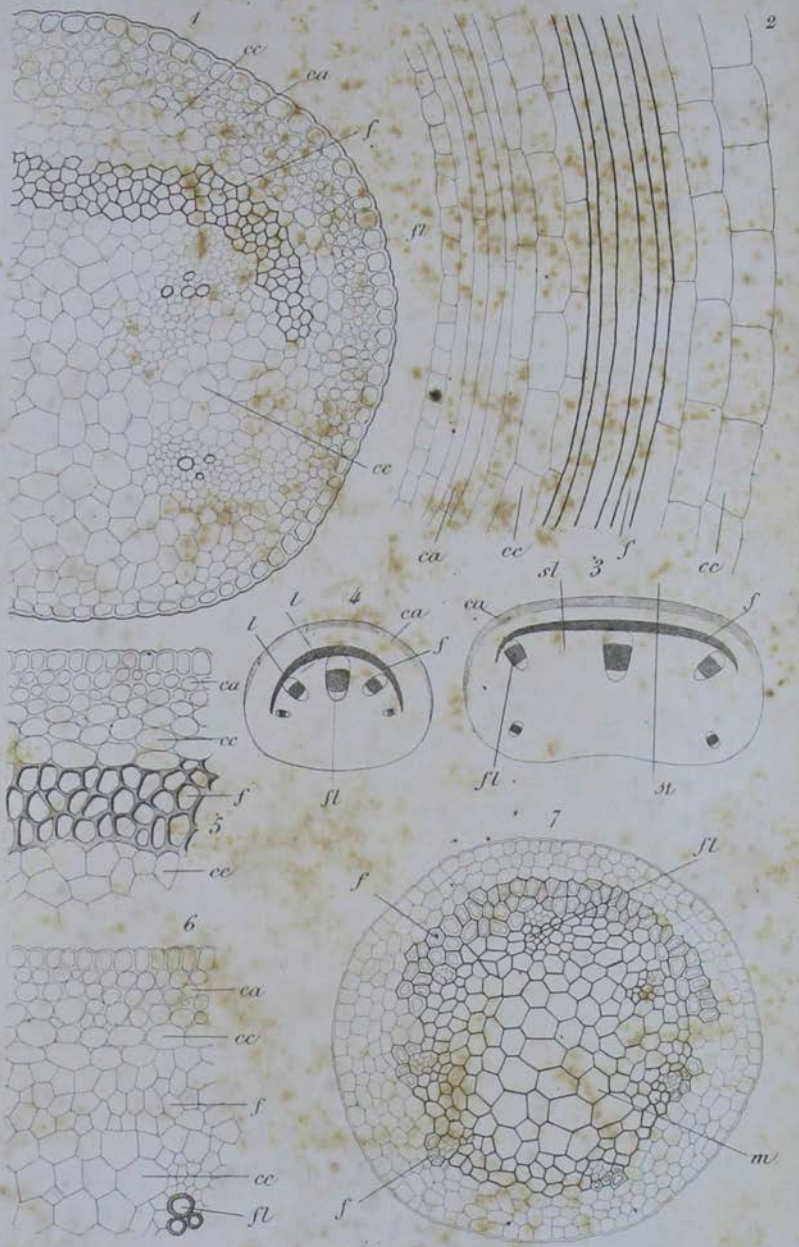
Stratum sordide aurantiacum; fila subtorulosa, ramosa; rami 5 μ crassi..... 3. *S. tenue.*

SUB-GENUS II. **Sirosiphon.** — Fila subuniformia; hormogonia in apice ramorum vegetativorum vel in ramulis propriis brevibus evoluta.

I. Articuli filorum adultorum pro parte majori e cellula unica formati.

(1) *Morfologia* etc., in *N. Giorn. bot. ital.*, XI, 1879, p. 383.

(2) Nous ne pouvons conserver à ce sous-genre le nom de *Fischera* que Schwabe a proposé en 1837, car cette dénomination avait été déjà employée trois fois pour désigner des Phanérogames. Dès 1813, de Candolle établissait pour une Asclépiadée un genre *Fischeria* qui est généralement admis. La même année Sprengel nommait *Fischera* une Ombellifère qui porte aujourd'hui le nom de *Siebera*. Enfin Swartz, en 1817, appelait *Fischera* une Éricacée dont Persoon a fait le genre *Leiophyllum*.



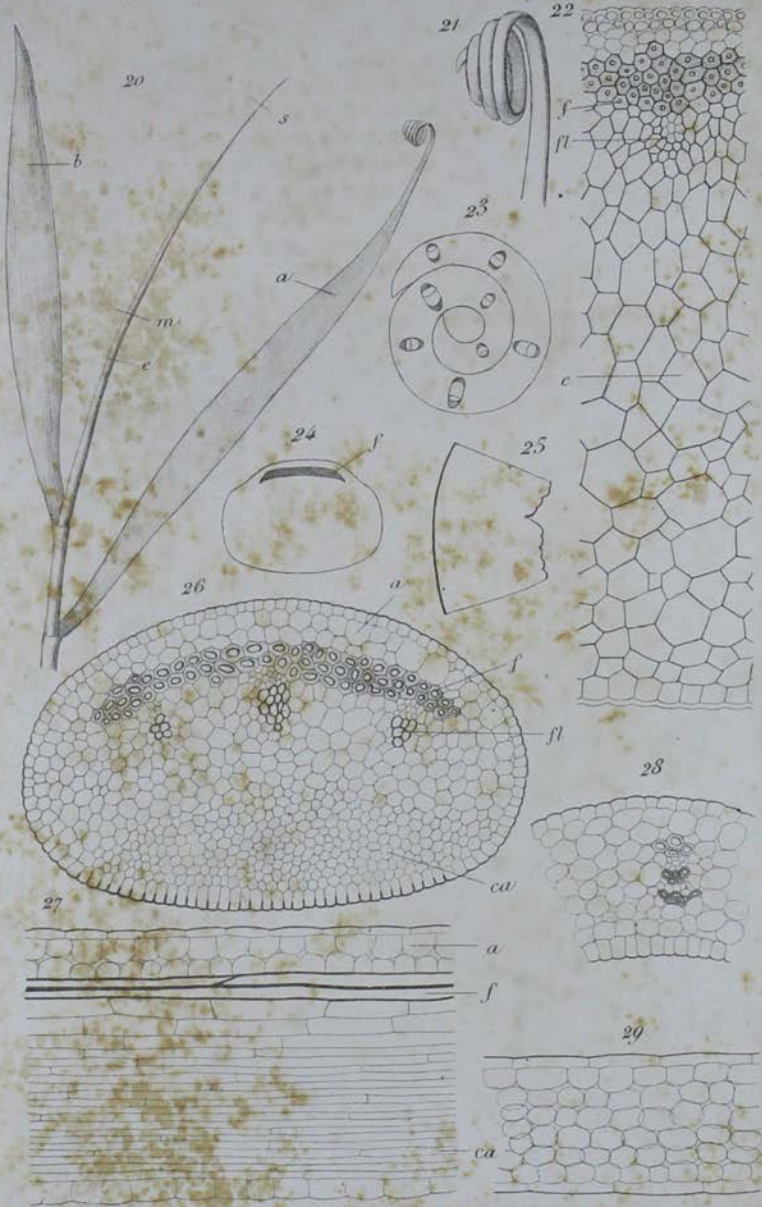
M.L.du S. del. Millot-lith.

Cucurbita (1-3), Bryonia (4-6), Passiflora (7).

M.L. du S. del. Millot lith.

Smilax (8-10), Vitis (11-18), Lathyrus (19)

Imp. A. Lemercier, Paris



M.L.du S. del.

Millot lith.

Flagellaria indica.

Imp. Lemercier, Paris

+ Fila 7-15 μ crassa; vaginæ plerumque hyalinæ..... 4. *S. hormoides.*

++ Fila 24-45 μ crassa; vaginæ plerumque luteæ vel fuscæ.

Fila 35-45 μ crassa, libera, æqualia; articuli subglobosi; cellulæ tegumento interno saturate fusco sæpissime annulatim cinctæ... 5. *S. oeltiatum.*

Fila 24-26 μ crassa, fasciculatim implicata et coalita, apice attenuata; articuli persæpe discoidei; vaginæ crassæ lamellosæ... 6. *S. panniforme.*

II. Articuli filorum adultorum pro majori parte a cellulis binis vel pluribus constituti.

A. Fila usque ad 35 μ crassa.

Fila 18-29 μ crassa, varie flexuoso-curvata, ramosa; rami hormogoniiferi breves unilateraliter dense seriati; cellulæ sæpe tegumento colorato annulatim cinctæ..... 7. *S. minutum.*

Fila 27-37 μ crassa, æqualia, flexuosa, ramosa; rami erecti, fastigiati, apice hormogoniiferi; articuli per totam longitudinem filorum uniformiter divisi..... 8. *S. turfaceum.*

Fila 20-34 μ crassa, irregulariter constricta et torulosa; cellulæ densæ, dissepimentis tenuioribus segregatæ; vaginæ arctæ. 9. *S. bolivieuse.*

B. Fila 40-90 μ crassa.

α. Hormogonia terminalia. Plantæ moliores; cellulæ periphericæ centrali æquicrassæ; hormogonia 45 μ longa, solitaria vel seriata. 10. *S. informe.*

β. Hormogonia lateralia. Plantæ rigidæ fruticulosæ.

Hormogonia verticillata 45 μ longa; cellulæ periphericæ centrali subæquales..... 11. *S. mamillosum.*

Hormogonia opposita; cellulæ periphericæ centrali minores..... 12. *S. Leprieurii.*

Sub-gen. I. — *Fischerella.*

Fischera Schwabe, *Ueber die Algen der Karlsbader warmen Quellen* in *Linnæa*, 1837, XI, p. 124; — Thuret, in Bornet et Thuret, *Notes algologiques*, p. 155; — Borzi, *loc. cit.*, in *N. Giorn. bot. ital.*, XI, p. 383.

Fila primaria repentia, e cellulis plerumque binis vagina septata inclusis formata, unilateraliter ramosissima; rami elongati tenues erecti, per totam fere longitudinem hormogoniiferi. Plantæ terrestres, minutæ, in stratum continuum plus minus expansæ.

1. **S. thermale** Borzi,

Morfologia e biologia, etc., in *N. Giornale bot. ital.*, p. 383, 1879.

Fischera thermalis Schwabe, in *Linnæa*, XI, p. 124, tab. II, fig. 13, 1837; — Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamenflora*, p. 115; *Flora europ. Algar.*, II, p. 285; — Kützing, *Species Algar.*, p. 425; *Tabulæ phycolog.*, IV, p. 20, tab. 90, fig. II; — Cohn, *Algen der Karlsbaders Sprudels*, p. 42; — Farlow, *Notes on the Cryptogamic Flora of the White Mountains*, in *Appalachia*, 1884, vol. III, p. 236.

Sirosiphon saxicola Rabenhorst, *Algen*, n° 156 *a*, 1852.

Sirosiphon crustaceus Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 289, 1865 (pro parte).

Strato semi-millimetr. alto, pulvinato, tomentoso, expanso, atro-olivaceo vel ærugineo; filis primariis repentibus intricatis, torulosis, 10-13 μ crassis, latere superiori ramosissimis, cellulis binis vel ternis, subsphæricis, membrana arcta hyalina vel lutea cinctis; ramis erectis, 7-9 μ crassis, cylindricis vel sparsim toruloso-inflatis; cellulis subquadratis distantibus; vagina arcta continua; heterocystis intercalaribus et lateralibus (v. s.).

Hab. ad parietes thermarum Bohemiæ ad Carlsbad (Schwabe!), ad lapides per campos et saxa humida Germaniæ (Roese in Rabenhorst's Algen) et Americæ fœderatæ (Farlow!).

Ce n'est pas sans quelque hésitation que nous rapportons à cette espèce le n° 156 *a* des *Algen* de Rabenhorst. L'échantillon ne va mieux à aucune autre espèce que celle-ci, mais il est dans un état de développement si uniforme, qu'il ne fournit pas des caractères suffisants pour une étude complète.

Malgré la différence de station, la plante récoltée aux États-Unis (White Mts, Lake Willoughby), par M. Farlow, est si voisine du *Fischerella thermalis* de Carlsbad, qu'il est impossible de l'en distinguer spécifiquement. Nous la mentionnerons, à titre de variété, sous le nom de *F. thermalis* var. *americana* que M. Farlow lui a donné.

2. S. muscicola Borzi

Morfologia, etc., in *N. Giorn. bot. ital.*, XI, p. 383, 1879.
FISCHERA MUSCICOLA Thuret, *Essai de classific. des Nostochinées*, p. 9, in *Ann. des sc. nat.*, 6e sér., Bot., 1875, I, p. 380.

Strato fusco-atro tenuissimo, 1-2 decimillimetr. alto; filis primariis repentibus intricatis torulosis, 10 μ crassis, cellulis binis subsphæricis, 7,5 μ crassis, membrana angusta circumdatis, formatis; ramis erectis, 6 μ crassis, rectis, cylindricis, superne hormogoniiferis, cellulis subquadratis contiguis; vagina arcta continua; heterocystis intercalaribus; hormogoniis 1 decimillimetr. longis, 4 μ latis (v. v.).

Hab. ad terram arenaceam humidam Galliæ meridionalis prope Antibes!.

3. S. tenue.

FISCHERA TENUIS Martens, *A fourth List of Bengal Algæ*, p. 259, 1870.

« Filis ramisque primariis subtorulosis tenuioribus, ramulis 5 μ crassis, acuminatis; articulis superioribus diametro duplo longioribus. Colore sordide aurantiaco » (n. v.).

Hab. ad muros humidos horti botanici Calcuttæ (Martens).

SUB-GEN. II. — *Sirosiphon* Kützing

Phycologia general., p. 219, 1843.

Fila primaria decumbentia vel erecta, secundaria subconformia; vaginæ fere undique septatæ; hormogonia nunc in summa ramorum vegetabilium parte, nunc in ramis propriis

evoluta. Plantæ terrestres vel aquaticæ, cæspitosæ, tomentosæ.

A l'exception du *Stigonema hormoides*, qu'on sera peut-être conduit un jour à placer dans le sous-genre *Fischerella*, lorsque les divers modes de multiplication de ces plantes seront mieux connus, les autres espèces forment un ensemble très homogène. Quoique fort rapprochées les unes des autres, les espèces se distinguent assez aisément, lorsque les exemplaires sont bien développés. Les individus jeunes diffèrent souvent beaucoup de la plante adulte. Ainsi les filaments primaires du *Stigonema mamillosum* sont formés d'une seule file de cellules simples et ressemblent au *St. ocellatum*, tandis que les filaments adultes sont très épais et composés jusqu'au sommet d'articles pluricellulaires.

4. S. hormoides.

Scytonema hormoides Kützing, *Phycologia general.*, p. 215, **1843**.
Sirosiphon brevis Kützing, *Botanische Zeitung*, **1847**, p. 196; *Species Algar.*, p. 315; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 10, tab. 34, fig. II; — Nave, *Vorarbeiten zu einer Kryptogamenflora*, I, Algen, p. 41; — Crouan, *Florule du Finistère*, p. 118.
Sirosiphon hormoides Kützing, *Species Algar.*, p. 316, **1849**; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 10, tab. 34, fig. IV; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 287; *Algen*, n° 1955!
Scytonema decumbens Rabenhorst, *Algen*, n° 249!, **1854**, variis Algis immixtum; — (non Kützing).
Sirosiphon rhizodes Brébisson, in Rabenhorst, *Algen*, n° 693!, **1852**; *Flora europ. Algar.*, II, p. 288.
Sirosiphon panniformis Rabenhorst, *Algen*, n° 157! (pro parte), **1852**; *Flora europ. Algar.*, II, p. 289.
Sirosiphon compactus Rabenhorst, *Algen*, n° 1412 (pro parte), **1862**.
Hapalosiphon hormoides Rabenhorst, *Kryptogamenflora von Sachsen*, p. 116, **1863**; — Kirchner, *Kryptogamenflora von Schlesien*, p. 231.
Scytonema Myochrous h. *decumbens* Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 255, **1865**.
Stigonema compactum Borzi, *Morfologia*, etc., in *N. Giornale bot. ital.*, **1879**, tab. 10, p. 383? quoad numeri 1412 *Algarum Rabenhorstii* prolationem.

Strato tenui subtomentoso fusco-nigro; filis 3 decimillimetra altis, decumbentibus, gracilibus, 7-15 μ crassis, dense implicatis, irregulariter et parce ramosis; ramis erectis, flexuosis, subtorulosis, filo primario æquicrassis; vagina crassa hyalina vel luteola; cellulis subglobosis, ordine simplici laxe dispositis vel passim binis, pallide ærugineis; heterocystis sparsis (v. v.).

Hab. ad rupes humidas Galliæ prope Falaise (Brébisson!),

Ardennes!, Germaniæ (Rabenhorst's Algen!), Helvetiæ (Rabenhorst's Algen!), Austriæ (Heufler!), Americæ fœderatæ (Ravenel!), etc.

Le *Stigonema hormoides* se rencontre fréquemment dans les masses mucilagineuses formées par diverses Algues. Lorsqu'il se développe sur du bois en décomposition, il s'introduit dans les cellules où il devient très grêle et presque incolore. Nous n'avons pas observé ses hormogonies.

Les *Scytonema decumbens* et *Sirosiphon rhizodes*, publiés dans les *Algen* de Rabenhorst (nos 249 et 693), sont de beaux échantillons bien développés. Les *Sirosiphon hormoides* et *panniformis* de la même collection ne contiennent que des individus jeunes mêlés à d'autres espèces. Il en est de même pour le *Sirosiphon compactus* n° 1412. Le *Sirosiphon compactus* n° 694 est différent et rentre dans le *St. panniforme*.

M. Borzi admet comme espèce un *Stigonema compactum* qu'il ne décrit pas, mais pour lequel il renvoie au *Sirosiphon compactus* n° 1412 des *Algen* de Rabenhorst. Cet exemplaire, dans notre collection, se compose de *Stigonema hormoides* et de *St. ocellatum*, tous deux, en outre, en assez mauvais état.

Sous la dénomination de *Sirosiphon Bornetii*, M. Zopf (*Zur Morphologie der Spaltpflanzen*, 1882, p. 58, tab. VII, fig. 1-9) réunit deux et peut-être trois des espèces que nous tenons pour distinctes. La plus petite est le *Stigonema hormoides;* la plus grosse est le *Stigonema informe*. Nous l'avons constaté sur des échantillons de même provenance que ceux de l'auteur. Nous ajouterons que nous n'avons pas rencontré entre ces espèces les passages que l'auteur a cru apercevoir, et que nous n'avons pas été plus heureux en cherchant les transitions qu'il indique entre ces *Stigonema* et le *Glœocapsa Itzigsohnii*, au milieu duquel ils croissent. Tous les algologues savent que la couleur du tégument des Phycochromacées est un caractère de première valeur (1). Or le passage d'un *Glœocapsa* à tégument rouge à un *Stigonema* à gaine jaune serait un fait assez étrange pour qu'il fût établi d'une manière plus complète que M. Zopf ne l'a fait et de façon à ne laisser aucune place au doute.

5. **S. ocellatum** Thuret

Essai de classification des Nostochinées, in *Ann. des sc. nat.*, 6e série, Bot., I, p. 380,

(1) Nægeli et Schwendener, *Das Mikroskop*, 2e édit., p. 505.

1875; — Borzi, *loc. cit.*, in *N. Giornale bot. ital.*, XI, p. 383; — Wittrock et Nordstedt, *Algæ exsicc.*, n° 668!

CONFERVA OCELLATA Dillwyn, *British Confervæ*, p. 60 et supplem., tab. D, fig. I-II, **1809**; — *English Botany*, tab. 2530.

SCYTONEMA MYOCHROUS var. OCELLATUM Agardh, *Dispositio Algar. Sueciæ*, p. 38, **1812**.

SCYTONEMA ATROVIRENS β OCELLATA Agardh, *Dispositio Algar. Sueciæ*, p. 39, **1812**; e specim. auth. in herb. Thuret!

CONFERVA MYOCHROUS, *Flora danica*, tab. 1602, **1818**; — (non Dillwyn).

SCYTONEMA MYOCHROUS Lyngbye, *Hydrophytologia danica*, p. 96, tab. 27, fig. D, **1819**; e specim. auth. in herb. Thuret!; — Areschoug, *Algæ scandinav. exsiccat.*, n° 48!; — Rabenhorst, *Algen*, n° 426!; — (non Agardh, nec Thuret).

SCYTONEMA OCELLATUM Mougeot et Nestler, *Stirpes cryptog. Vogeso-rhenan.*, n° 691!, **1820**; — (non Lyngbye).

SCYTONEMA VARIEGATUM *Flora danica*, tab. 2315, **1840**; — Liebman, *Bemærkinger til den danske Algflora*, in *Kröyers Tidskrift*, II, fasc. 5, p. 480, tab. 6, fig. III.

SIROSIPHON OCELLATUS Kützing, *Flora germanica*, p. 178, **1845**; *Species Algar.*, p. 317; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 11, tab. 37, fig. II, e specim. auth. in herb. Lenormand!; — Desmazières, *Pl. crypt. de France*, sér. II, n° 139!; — Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamenflora*, p. 80; *Algen*, n° 2182!; *Flora europ. Algar.*, II, p. 286; — Nave, *Vorarbeiten zu einer Kryptogamenflora*, I, *Algen*, p. 42; — Crouan, *Florule du Finistère*, p. 118; — Areschoug, *Algæ scandin. exsiccat.*, sér. II, n° 389!; — *Erbario crittog. ital.*, sér. II, n° 1429; — (non Rabenhorst, *Algen*, n° 1176).

SIROSIPHON INTERMEDIUS, β BRAUNII Kützing, *Species Algar.*, p. 317, **1849**; e specim. auth. in herb. Thuret!

SIROSIPHON NEGLECTUS Wood, *Prodromus of a Study of the freshwater Algæ of eastern North-America*, in *Proceedings of the American Philosophical Society*, XI, p. 133, **1869**.

SIROSIPHON PELLUCIDUS Wood, *loc. cit.*, p. 133, **1869**; *Contribution to the History of the freshwater Algæ of North-America*, in *Smithsonian Contributions to Knowledge*, p. 69, tab. 8, fig. II.

SIROSIPHON COMPACTUS Wood, *Contribution to the History of the freshwater Algæ of North-America*, in *Smithsonian Contributions to Knowledge*, p. 69, tab. 8, fig. III, **1872**, synon. dubium.

SIROSIPHON OCELLATUS β GLOBOSUS Rabenhorst, *Algen*, n° 2398!, **1874**.

STIGONEMA OCELLATUM β GLOBOSUM Wittrock et Nordstedt, *Algæ exsiccat.*, n° 93!, **1877**.

SIROSIPHON PLUVIALE Crouan, in Mazé et Schramm, *Essai de classification des Algues de la Guadeloupe*, 2e édit., p. 36, **1870-77**; e specim. auth., n° 1300, in herb. Crouan!; — (non n° 328, nec 1299).

Strato cæspitoso vel pulvinato, pannoso, tomentoso, fusco; filis erectis basi decumbentibus, 3-8 millimetr. altis, irregulariter ramosis; ramis elongatis, rectis, patentissimis, filo primario vix tenuioribus, 35-45 μ crassis, omnibus hormogoniiferis; vagina crassa lamellosa, hyalina vel luteo-fusca; cellulis magnitudine variis, uni- vel biseriatis, sæpius latioribus quam longis, ærugineis, 20-30 μ crassis, tegumento proprio saturatius colorato cinctis; heterocystis raris, lateralibus; hormogoniis 15 μ latis, 50-65 μ longis (v. v.).

Hab. in ericetis turfosis, ad terram paludosam, in fontibus interdum libere natans, per Norvegiam (Hofman-Bang in

herb. Grunow!), Sueciam (Lyngbye! Areschoug!), Daniam et insulas Feroenses (Lyngbye!), Angliam (Dillwyn!), Galliam!, Germaniam (Al. Braun!, Willdenow!), Helvetiam (herb. Grunow!), Austriam (herb. Grunow!); in America fœderata (Farlow!), in Antillis (Mazé et Schramm!), insulis Sandwich, Hawai (Berggren!) Japonia, Nova-Caledonia (Balansa!).

Le *S. ocellatum* Thuret se présente sous deux aspects différents, suivant qu'il pousse dans l'eau ou qu'il est émergé. Dans le premier cas, il forme de longs filaments enchevêtrés, souvent feutrés, constituant des houppes flottantes : c'est l'état le plus ordinaire. Dans le second cas, il demeure court, forme un gazon serré à la surface du sol ou sur les mousses; ses ramifications sont alors plus nombreuses et plus rapprochées les unes des autres que dans la plante immergée. C'est sous cette forme que se présentent les échantillons que nous avons étudiés sous les noms de *Scytonema atrovirens* β *ocellata* Agardh, *Scytonema Myochrous* Rabenhorst, *Algen*, n° 426; et *Sirosiphon pluviale* Crouan, n° 1300.

6. S. panniforme.

Scytonema panniforme Agardh, *Synopsis Algar. Scandinav.*, p. 116, 1817; *Systema Algar.*, p. 39, e specim. authent. in herb. Mus., Par. — Holl, *Verzeichniss der auf der Insel Madeira beobachteten Pflanzen*, in *Flora*, 1830, p. 371.

Sirosiphon panniformis Kützing, *Phycologia general.*, p. 219, 1843; *Phycologia germanica*, p. 78; *Species Algar.*, p. 316; *Tabulæ phycologicæ*, II, p. 10, tab. 36, fig. II?

Sirosiphon alpinus Kützing, *Botanische Zeitung*, 1847, p. 196; *Species Algar.*, p. 316; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 10, tab. 35, fig. II; — Nave, *Vorarbeiten zu einer Kryptogamenflora*, I, *Algen*, p. 42; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 288.

Sirosiphon tomentosus Kützing, *Botanische Zeitung*, 1847, p. 196; *Species Algar.*, p. 316; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 10, tab. 35, fig. III; e specim. authent. in herb. Lenormand!.

Sirosiphon truncicola Rabenhorst, *Hedwigia*, I, p. 47, tab. 11, fig. III, 1852, e specim. authent. in herb. Mus. Par.!

Sirosiphon compactus Rabenhorst, *Algen*, n° 694!, 1858.

Sirosiphon variabilis Bleisch, in Rabenhorst, *Algen*, n° 1191 *a*!, 1861; non *b*.

Sirosiphon argillaceus Wood, *Contribution to the History of the freshwater Algæ of North-America*, in *Smithsonian Contribut. to Knowledge*, p. 73, tab. 9, fig. III, 1872; e specim. authent. in herb. Thuret!

Strato cæspitoso expanso olivaceo-nigro; filis usque ad millimetr. altis, decumbentibus, flexuosis, intricatis, 24-36 μ crassis, apice attenuatis, irregulariter ramosis : ramis erectis, lateraliter in fasciculos agglutinatis, filo primario æquicrassis, hormogoniiferis 12-15 μ crassis; vagina crassa lutea vel luteo-

fusca, lamellosa, superficie rugulosa; cellulis brevibus distantibus, plerumque uniseriatis, æruginosis; heterocystis sparsis; hormogoniis terminalibus, circiter 100 μ longis, 20 μ latis (v. v.).

Hab. in lignis et saxis Sueciæ (Agardh in herb. Mus. Par.!, Meyen in herb. Grunow!), Galliæ!, Austriæ (herb. Grunow!), Americæ fœderatæ (Ravenel! Farlow!), Californiæ (Farlow!).

Cette espèce a souvent une grande ressemblance avec les *Scytonema* dont les filaments sont fasciculés, et principalement avec le *Scytonema muscosum*. Elle est fréquemment lichénisée; elle devient alors beaucoup plus grosse, plus grande et ses articles se composent de cellules nombreuses. C'est elle qui paraît fournir les gonidies de l'*Ephebe pubescens*.

Le *Sirosiphon panniformis* Kützing décrit d'après des échantillons suédois provenant d'Agardh et de Kunze, et dont les filaments sont soudés latéralement, paraît bien être synonyme du *Scytonema panniforme* Agardh. Cependant la figure publiée dans les *Tabulæ phycologicæ* est peu reconnaissable.

Il est difficile de savoir exactement quelle espèce M. Borzi désigne sous le nom de *Stigonema panniforme* (*loc. cit.*, p. 383). Cet auteur cite comme types de son *Stig. panniforme* le n° 157 des *Algen Sachsens* de Rabenhorst et le n° 1171 de l'*Erbario crittog. italiano*. Or deux espèces différentes, le *Stigonema hormoides* et le *St. minutum*, sont mélangées dans le n° 157 des *Algen* de Rabenhorst, et le *Stigonema pannosum* de l'*Erbario* est un Lichen.

Nous avons rencontré trois échantillons provenant de la Guyane (Mélinon), des îles Marquises (Jardin) et de la région de l'Amazone (Spruce, n° 833) qui concordent parfaitement ensemble. Ils ont la plupart des caractères du *St. panniforme*, mais ils s'en distinguent par leurs filaments plus allongés, moins soudés et par leurs cellules moins discoïdes. Ils lient, en quelque sorte, le *St. panniforme* à l'*ocellatum*. Nous désignerons cette forme sous le nom de var. β *implexa*.

7. **S. minutum** Hassall

History of the British freshwater Algæ, I, p. 230, tab. 67, fig. III-IV, **1845**.

Scytonema minutum Agardh, *Synopsis Algar. Scandinav.*, p. 117, **1817**; *Systema Algar.*, p. 39; e specim. auth. in herb. Thuret! Grunow!.

Sirosiphon saxicola Nægeli, in Kützing, *Species Algar.*, p. 316, **1849**; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 10, tab. 35, fig. IV; — Rabenhorst, *Algen*, n° 156 *b* et 1120!; *Kryptogamenflora von Sachsen*, p. 216; — Itzigsohn, in *Hedwigia*, I, p. 121, tab. 17.

SIROSIPHON CRUSTACEUS Rabenhorst, *Algen*, n° 1334, C, D, E, 1862; (non 1334 A, B); *Flora europ. Algar.*, II, p. 289.

SIROSIPHON ACERVATUS Wood, *Prodromus of a Study of the freshwater Algæ of eastern North-America*, p. 133, 1869; *Contribution to the History of the freshwater Algæ of North-America*, in *Smithsonian Contributions to Knowledge*, p. 74, tab. 9, fig. II.

SIROSIPHON LIGNICOLA Wood, *Contributions to the History of the freshwater Algæ of North-America*, in *Smithsonian Contributions to Knowledge*, p. 72, pl. IX, fig. II, 1872! e specim. a Ravenel lecto.

STIGONEMA CRUSTACEUM Borzi, *Morfologia e biologia delle Alghe ficocromace*, in *N. Giornale botan. ital.*, vol. XI, p. 383, 1879.

Strato tenui crustaceo vel pulvinato nigro, fragili; filis a basi decumbente ascendentibus, millimetrum circiter altis, 18-28 μ crassis, flexuoso-curvatis, ramosis; ramis nunc longis filo primario conformibus, nunc brevissimis hormogoniiferis, sæpius unilateralibus confertissimis; vagina lutea vel luteo-fusca lamellosa, tegumento interno cellularum frequenter saturatius colorato; articulis inferioribus filorum haud raro simplicibus, mediis et superioribus sæpe cellulis pluribus (2-4) compositis; heterocystis numerosis lateralibus aut intercalaribus; hormogoniis brevibus 25-35 μ longis, 12-15 μ latis (v. v.).

Hab. ad rupes, saxa, muros et ligna Norvegiæ et Sueciæ (Agardh! Lyngbye!), Daniæ (Hornemann in herb. Grunow!), Angliæ (Thwaites!), Galliæ!, Helvetiæ et Germaniæ (Rabenhorst's Algen), Austriæ (herb. Grunow!), Americæ fœderatæ (Wolle! Ravenel! Farlow!) et insularum Sandwich (Berggren! specimen hyphis Lichenis farctum).

Parmi les plantes que nous réunissons sous la dénomination de *S. minutum* se trouvent des formes qui semblent distinctes lorsqu'on les voit isolément, mais qui sont liées par tant de passages que nous n'avons pas cru devoir les séparer même comme variétés.

Le *Sirosiphon crustaceus* des auteurs représente des formes jeunes peu colorées, presque entièrement formées d'un seul rang de cellules, peu chargées de ramules hormogonifères. Le *Sirosiphon saxicola* s'en rapproche sous le rapport de la simplicité des articles, mais sa gaine est fortement colorée et le tégument propre des cellules forme autour d'elles un cercle très apparent. Dans le *Sirosiphon acervatus*, forme la plus répandue dans la Nouvelle-Angleterre, la gaine est peu épaisse, les articles sont séparés par des cloisons très minces et beaucoup d'articles

sont composés de plusieurs cellules. Ils le sont presque tous dans le *Scytonema minutum* Ag., dont les formes extrêmes constituent en partie le *Stigonema coralloides* des auteurs (Brébisson, etc.). La brièveté des hormogonies distingue cette espèce des *Stigonema panniforme, pulvinatum* et *informe*.

8. S. turfaceum Cooke

British Freshwater Algæ, p. 273, 1884.

SCYTONEMA MINUTUM Brébisson et Godey, *Algues des environs de Falaise*, p. 23, pl. III, 1835, e specim. authent. in herb. Mus. Par.; — (non Agardh).

SCYTONEMA TURFACEUM *English Botany*, tab. 2826, fig. I, 1838.

HASSALLIA TURFOSA Hassall, *British freshwater Algæ*, I, p. 232, 1845.

SIROSIPHON PULVINATUS Brébisson, in Kützing, *Species Algar.*, p. 317, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 10, tab. 36, fig. I; — Westendorp et Wallays, *Herbier cryptog. de la Belgique*, n° 1348!; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 290; *Algen*, n° 2181!; — Wood, *Prodromus of a Study of the freshwater Algæ of eastern North America*, p. 132; *Contribution to the History of the freshwater Algæ of North America*, in *Smithsonian Contributions to Knowledge*, p. 75; — Zanardini, *Phyceārum indicarum pugillus*, p. 27.

SIROSIPHON SECUNDATUS Kützing, *Species Algar.*, p. 317, 1849; *Tabulæ phycologic.*, II, p. 11, tab. 37, fig. I, e specim. authent. Brauniano in herb. Mus. Par.; — Nave, *Vorarbeiten zu einer Kryptogamenflora*, I, *Algen*, p. 42.

Strato pulvinato nigro velutino; filis e basi decumbente ascendentibus, millimetrum altis, 27-30 μ crassis, varie flexuosis, ramosis; ramis filo primario conformibus erectis, apice hormogoniiferis; vagina crassa luteo-fusca lamellosa; articulis fere ubique cellulis pluribus (2-4) constitutis; heterocystis collateralibus; hormogoniis 45 μ longis, 12 μ crassis (v. s.).

Hab. ad terram in ericetis necnon ad rupes humo obtectas Galliæ (Brébisson!), Germaniæ (Al. Braun!) et Americæ fœderatæ (Wood).

Dans la collection de dessins de Brébisson appartenant à M. P. Petit, qui a eu l'obligeance de nous les communiquer, nous trouvons la note suivante relative au *Sirosiphon pulvinatus*. « Il y a longtemps que nous avons rencontré cette espèce que nous rapportions au *Scytonema minutum* Ag. Mais ce ne peut être un *Scytonema*, car les rameaux ne partent point du centre des filaments. Les jeunes pousses sont verdâtres. — Cette plante forme de petits coussinets d'un noir velouté, brunâtres si on les examine à la loupe. Les filaments sont dressés. »

A l'exemple de Rabenhorst (*loc. cit.*) nous rapportons au *Sirosiphon*

pulvinatus ou *Stigonema turfaceum* le *Sirosiphon secundatus* Kützing. La plante récoltée par Al. Braun s'est développée dans un gazon de *Leptothrix*, de sorte qu'elle est plus molle et moins colorée que l'Algue de Brébisson, mais elle n'en diffère pas pour les autres caractères.

9. S. boliviense.

SIROSIPHON BOLIVIENSIS Montagne, 8e *Centurie de plantes cellulaires nouvelles*, in *Ann. des sc. nat.*, 4e série, Bot., 1856, VI, p. 181.

Filis inter Algas varias sparsis, primariis brevibus aureo-fuscis, 20-34 μ crassis, ramosis; ramis patenti-erectis aut recurvis, abbreviatis, basi constrictis; vagina tenuissima, cellulas arcte involvente, lutea; cellulis subglobosis, transversim oblongis, sursum simplici, deorsum 3 vel 4 plici ordine dispositis, zonis contiguis; heterocystis numerosis intercalaribus vel lateralibus (v. s.).

Hab. in cacumine Andium Boliviensium (province de la Paz, Weddell!).

Quelques filaments épars dans une masse composée de diverses Algues constituent les matériaux d'après lesquels cette espèce a été établie, et ne fournissent pas des éléments suffisants pour bien la faire connaître. Cette Algue paraît se rapprocher du *St. informe*.

10. S. informe Kützing

Species Algar., p. 319, 1849, e specim. authent. in herb. Thuret et Mus. Par.!; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 11, tab. 38, fig. III.

SIROSIPHON RUGULOSUS Kützing, *Species Algar.*, p. 317, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 11, tab. 36, fig. VI; — Rabenhorst, *Kryptogamenflora von Sachsen*, p. 116; *Algen*, n° 1035!.

SIROSIPHON VESTITUS Nægeli, in Kützing, *Species Algar.*, p. 318, 1849, e specim. Braunii in herb. Thuret!; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 291.

SIROSIPHON HEUFLERI Meneghini, in Kützing, *Species Algar.*, p. 316, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 10, tab. 35, fig. I.

SIROSIPHON CORALLOIDES Rabenhorst, *Algen*, n° 224!, 1852; *Flora europ. Algar.*, II, p. 290 (partim).

SIROSIPHON LACUSTRIS Rabenhorst, *Algen*, n° 611!, 1857; *Flora europ. Algar.*, II, p. 291.

SIROSIPHON CRUSTACEUS Rabenhorst, *Algen*, n° 1334! A, B (non C, D, E), 1862; *Flora europ. Algar.*, II, p. 289.

SIROSIPHON GUTTULA Wood, *Prodromus of a Study of the freshwater Algæ of eastern North-America*, p. 132, 1869; *Contribution to the History of the freswater Algæ of*

North-America, in *Smithsonian Contributions to Knowledge*, p. 73, tab. 8, fig. IV, e specimine a Ravenel lecto.

Strato expanso cæspitoso vel crustiformi fusco vel fuligineo-nigrescente submucoso; filis 1-2 millimetra altis, a basi decumbente erectis, irregulariter ramosis, 40-70 μ crassis; ramis rectis vel arcuatis, 45 μ crassis, superiore latere ramulosis, omnibus hormogoniiferis, nunc longis, nunc brevibus; vagina crassa luteo-fusca; lamellosa, gelatinosa; cellulis circiter 15-18 μ crassis, quaternis vel subsenis; heterocystis numerosis collateralibus; hormogoniis 18 μ crassis, 45 μ longis, solitariis vel seriatis (v. v.).

Hab. in paludosis necnon ad rupes madidas Angliæ (Thwaites!), Galliæ!, Helvetiæ (Al. Braun!), Germaniæ (Rabenhorst's Algen!), Austriæ (herb. Grunow!), Americæ fœderatæ (Ravenel!), Guyanæ prope Cayenne (Mélinon!), Javæ (herb. Lenormand!).

La description et la figure du *Stigonema informe* qu'on trouve dans les livres de M. Kützing ne donnent qu'une idée très incomplète de cette espèce. Il est vrai de dire que les échantillons distribués par Brébisson et qu'a décrits M. Kützing ont été récoltés pendant la période de repos de la plante; ils sont empâtés dans un *Leptothrix* et encroûtés de granulations calcaires qui rendent difficile l'extraction de filaments entiers. Lorsqu'on y réussit, on constate qu'ils présentent les caractères que nous avons énumérés plus haut.

C'est à juste titre que Rabenhorst soupçonnait l'identité spécifique de son *Sirosiphon lacustris* et du *Sirosiphon vestitus* Nægeli. Tous deux ne sont que des états du *Stigonema informe*. Le premier est publié dans les *Algen* de Rabenhorst, le second ne nous est connu que par des exemplaires récoltés à Zurich par Al. Braun, mais ils sont, selon toute vraisemblance, correctement nommés. Les filaments, gros et courts, portent des rameaux dont la plupart sont hormogonifères au sommet. Les gaines devenues vides par la sortie des hormogonies constituent les extrémités subuliformes dont il est question dans la description de M. Kützing, car, du reste, les rameaux végétatifs sont remarquablement obtus. Une forme toute semblable se trouve mélangée au *Glœocapsa coracina* publié dans les *Algen* de Rabenhorst sous le n° 814.

Les échantillons de Cayenne et de Java que nous avons cités précédemment présentent des particularités qui conduiront peut-être à les

séparer lorsqu'on aura des échantillons plus complets et plus abondants.

A la suite du *St. informe* nous mentionnerons un *Stigonema* récolté par Ravenel à Aiken, dans la Caroline du Sud, et que M. Farlow nous a envoyé sous le nom de *Sirosiphon compactus* Wood. Bien que cet échantillon, si nous ne nous trompons, provienne des collections de Wood, il ne répond ni à la description ni à la figure publiées dans l'ouvrage de Wood sur les Algues d'eau douce de l'Amérique du Nord. Il ne peut pas non plus être identifié avec aucune autre forme que nous connaissions. Pris isolément, les filaments ont la structure de ceux du *St. informe*, mais toutes les gaines sont soudées en une seule masse qui ressemble beaucoup aux tubercules en choux-fleurs que forment les *Stigonema* développés sur les *Stereocaulon* lorsqu'ils sont pénétrés par les hyphes de ces plantes (voy. Bornet, *Recherches sur les gonidies des Lichens*, pl. 13, fig. VIII); mais dans la plante dont nous nous occupons il n'y a pas trace de filaments de Lichen.

11. S. **mamillosum** Agardh

Systema Algar., p. 42, **1824** ; — Harvey, in Hooker's *British Flora*, II, p. 363; *Manual of the British Algæ*, p. 153; — Hassall, *British freshwater Algæ*, p. 228, tab. 66, fig. 2-3; — Thuret, *Essai de classification des Nostochinées*, in *Ann. des sc. nat.*, 6e série, Bot., 1875, p. 380.

BANGIA MAMILLOSA Lyngbye, *Hydrophytologia Danica*, p. 85, tab. 25, fig. C, **1819**, e specim. authent. in herb. Thuret!

STIGONEMA MAMMIFERUM Thwaites, Kützing, *Tabulæ phycolog.*, II, p. 11, tab. 38, fig. IV, **1850**, e specim. authent. in herb. Thuret!

Strato pulvinato lanoso, usque ad 12 millimetra alto; filis erectis intricatis, rigidis, a basi ramosissimis, usque ad 65 μ crassis; ramis 45-50 μ crassis, utrinque longe attenuatis, patenti-erectis, crebre ramellosis, ramellis aliis sterilibus longioribus et crassioribus, aliis hormogoniiferis mamillæformibus brevibus, patentissimis, diametro rami brevioribus, 24 μ crassis, subverticillatis; vagina crassa, luteo-fusca, lamellosa, sæpe torulosa; cellulis olivaceis citissime divisis in quoque articulo numerosis; hormogoniis brevibus 15 μ latis, 45-50 μ longis; heterocystis collateralibus (v. s.).

Hab. ad rupes irroratas aut submersas in rivulis Norvegiæ (Lyngbye!), Britanniæ (Harvey! Thwaites!) et Americæ fœderatæ (Farlow!).

Le *Stigonema mamillosum* paraît être limité aux regions du nord.

Nous n'avons pas vu d'exemplaire européen provenant de localités situées au sud de l'Angleterre. Les plantes citées sous ce nom, lorsqu'elles ne sont pas des Lichens, semblent devoir être rapportées, dans la plupart des cas, au *Stigonema minutum* Hassall.

12. S. Leprieurii Montagne

9e *Centurie de plantes cellulaires nouvelles*, in *Ann. des sc. nat.*, 4e sér., Bot., 1860, XIV, p. 169; e specim. auth. in herb. Mus. Par.!

Cæspite atro-viridi, 1 centimetr. alto; filis laxe intricatis, erectis, rigidis, ramosis, 45-90 μ crassis; ramis elongatis, rectis, patentibus, sterilibus filo primario conformibus vel tenuioribus, hormogoniiferis mamillæformibus, brevibus, sæpe congestis, oppositis, latitudinem fili vix superantibus; vagina crassa lutea, lamellosa; cellulis magnis, saturate olivaceis, minute granulosis, in filis minoribus unicis, in majoribus divisione peripherica cellulæ primariæ pluribus, zonas transversales distinctas formantibus; heterocystis lateralibus numerosis; hormogoniis brevibus 45 μ longis, 21-24 μ latis (v. s.).

Hab. ad rivulos montis Tigre dicti in Guyana (Leprieur!).

SPECIES INQUIRENDÆ.

Sirosiphon corniculatus Kützing, *Phycologia germanica*, p. 178, 1845; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 10, tab. 34, fig. V.
Grameri, Brugger, *Bündner Algæ*, p. 267, 1863; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 288.
intermedius Kützing, *Phycologia germanica*, p. 178, 1845; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 10, tab. 36, fig. IV.
parasiticus Zeller in Kurz, *Algæ collected in Arracan*, etc. (*Journ. of the asiatic Soc. of Bengal*, XLII, pars 2, p. 182, 1873).
torulosus Rabenhorst, *Hedwigia*, I, p. 16, 1852; *Flora europ. Algar.*, II, p. 287.
velutinus Kützing, *Botanische Zeitung*, 1847, p. 196; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 10, tab. 34, fig. III.

SPECIES EXCLUDENDÆ.

Sirosiphon Bouteillei Bréb'sson et Desmazières, *Pl. cryptog. de France* sér. II, n° 140 = *Hassallia Bouteillei* nob.
Hoppii Rabenhorst, *Algen*, n° 610 = *Lichen.*

Sirosiphon ocellatus Rabenhorst, *Algen*, n° 1176 = *Scytonema ocellatum* Lyngbye.
— *Sauteri* Rabenhorst, *Algen*, n° 141 = *Lichen*.
— *scytonemaloideus* Wood, *Prodromus of a Study of the freshwater Algæ of eastern North-America*, p. 134 = *Dichonema* spec.
— *silvestris* Itzigsohn, in Rabenhorst, *Algen*, n° 427; *Phycologische Studien* in *Nov. Acta Acad. Leop.-Carol.*, XXVI, 1, p. 137, tab. IX = *Lichen*.
Stigonema atrovirens Agardh, *Systema Algar.*, p. 42; — Rabenhorst, *Algen*, n° 880; — Wittrock et Nordstedt, *Algæ exsicc.*, n° 485 = *Lichen*.
— *interruptum* Hassall, *History of the British freshwater Algæ*, p. 229, tab. 69, fig. II = *Lichen*.
— *pannosum* Kützing, *Species Algar.*, p. 319; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 11, tab. 38, fig. II = *Lichen* (*Leptogium*, ut videtur).
— *polyceras* Kützing, *Species Algar.*, p. 319; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 11, tab. 38, fig. V = *Lichen*.
— *solidum* Rabenhorst, *Algen*, n° 1147 (specim. manca haud determinanda).
— *zonotrichioides* Nordstedt, in Wittrock et Norstedt, *Algæ exsicc.*, n° 183 = *Capsosira Brebissonii* Kützing.

XIV. — Capsosira Kützing

Species Algarum, p. 344, 1849.

Fila lateraliter concreta in frondibus pulvinatis hemisphæricis pagina inferiori adfixis; omnia conformia, erecta, ramosa, e cellularum serie subsimplici composita. Vaginæ septatæ; heterocystæ intercalares et laterales; hormogonia (secundum Borzi) e cellulis 10-20 composita. Sporæ? sphæricæ, episporio crasso fusco. Planta aquatica, Rivularieis planis subsimilis. (Conf. Borzi, *Morfologia e biologia delle Alghe ficocromacee*, in *N. Giornale bot. ital.*, vol. XI, 1879, p. 378.)

1. C. Brebissonii Kützing

Species Algar., p. 344, 1849; e specim. auth. Brebissonii in herb. Mus. Par.!; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 223; — Borzi, *Morfologia*, etc., in *N. Giornale bot. ital.*, XI, p. 384.

Stigonema zonotrichioides Nordstedt, in Wittrock et Nordstedt, *Algæ exsicc.*, n° 183! 1878.

Fronde crustaceo-confluente vel subhemisphærica, gelatinosa dura, nigro-viridi, 1-3 millimetr. alta, intus zonis viridibus et luteis concentricis variegata; filis rectis densissime stipatis irregulariter ramosis, torulosis, 7,5 μ crassis; ramis adpressis strictis fastigiatis; cellulis subglobosis 4-5 μ latis,

ærugineis, distantibus; vagina crassa, gelatinosa, haud lamellosa, hyalina vel lutea; heterocystis lateralibus (v. v.).

Hab. ad ligna submersa stagnorum Bahusiæ in Suecia (Nordstedt!), ad lapides rivulorum Galliæ (Brébisson!), ad plantas submersas Germaniæ (Rabenhorst in herb. Grunow!).

Découverte en France par Brébisson et demeurée inconnue pendant près de quarante années, cette Algue a été retrouvée en Suède par M. Nordstedt. Elle croît aussi en Allemagne; nous en avons vu des échantillons récoltés par Rabenhorst sur de vieilles tiges d'*Equisetum*.

XV. — Nostochopsis Wood

Prodromus of a Study of the freshwater Algæ of eastern North-America (*Proceedings of the American Philosophical Society held to Philadelphia*, p. 126, 1869).
Mazæa Bornet et Grunow, *Bulletin de la Soc. bot. de France*, XXXIII, p. 287, tab. 8, 1881.

Frons gelatinosa, definita. Trichomata unica serie cellularum formata, ramosa. Heterocystæ intercalares et laterales, pedicellatæ vel sessiles. Plantæ aquatica, Rivulariis cavis subsimilis.

1. N. lobatus Wood

Prodromus of a Study of the freshwater Algæ of eastern North-America, p. 127, 1869; *Contribution to the History of the freshwater Algæ of North-America*, in *Smithsonian Contributions to Knowledge*, p. 44, tab. III, fig. 6, *a*, *b*, *c*; — Löfgren, in Wittrock et Nordstedt, *Algæ exsicc.*, n° 578!; — N. Wille, *Bidrag til Sydamerikas Alg-flora*, p. 7-9, tab. I, in *Biltang till K. Svenska Akad. Handlingar*, Band 8, n° 18, 1884.
Mazæa rivularioides Bornet et Grunow, *Bulletin de la Soc. botan. de France*, XXVIII, p. 287, tab. VIII, 1881.

Fronde vesiculoso-lobata, usque ad pollicem lata, ærugineo vel luteo-viridi, cava; trichomatibus a basi ramosis, 1 millimetrum longis, laxis, elongatis, flexuosis, 4-9 μ latis, læte ærugineis, sæpe ad genicula contractis; ramulis unilateralibus fastigiatis, basi cylindricis, sursum torulosis, subclaviformibus; cellulis diametro usque ad duplo longioribus; heterocystis lateralibus exsertis, vel intercalaribus (v. s.).

Hab. ad plantas submersas aut libere natans in fluviis

Americæ fœderatæ (Wood! Faxon!) et australis in Brasilia (Puiggari! Löfgren! Glaziou) nec non insula Sumatra (herb. Askenasy!).

D'après M. N. Wille, les articles supérieurs de certains filaments se sépareraient en cellules isolées ou *cocci* dont chacune reproduit une plante complète.

Trib. III. SCYTONEMACEÆ Rabenhorst

Flora europ. Algar., II, p. 2, 1865.

Les Scytonémées présentent un degré de complication ou, si l'on préfère, de différenciation moins élevé que les deux tribus précédentes. Les trichomes ne se terminent jamais en poil comme dans les Rivulariées, et les articles ne se divisent pas dans le sens de l'axe du filament, comme ceux des Sirosiphoniacées. Elles se distinguent des Nostocées parce que leurs filaments ont une base et un sommet végétatifs et sont ordinairement ramifiés, tandis que les filaments des Nostocées sont toujours simples et de valeur égale aux deux extrémités.

Les filaments sont simples dans le seul genre *Microchæte*. Dans les autres genres, les rameaux peuvent sortir de la gaine immédiatement au-dessous d'un hétérocyste (*Tolypothrix*) ou bien vers le milieu de l'intervalle compris entre deux hétérocystes (*Scytonema*). Dans ce dernier cas, les rameaux sont solitaires ou géminés, égaux ou inégaux. Les filaments sont isolés ou réunis dans une gaine commune.

La gaine est tubuleuse et continue, c'est-à-dire dépourvue de cloisons transversales. Elle est homogène ou lamelleuse, membraneuse ou gélatineuse, quelquefois assez fortement gonflée (*Diplocolon*), mais jamais au degré que l'on observe chez les *Rivularia*, le *Nostochopsis* et les *Nostoc*. Lorsqu'elle n'est pas incolore, la gaine est teintée en jaune ou en brun. — Les hétérocystes sont intercalaires ou basilaires, solitaires ou sériés. — Les spores ont été vues dans quelques espèces

appartenant aux genres *Microchæte*, *Scytonema*, *Tolypothrix*, *Desmonema*.

Les Scytonémées comprennent 7 genres et 40 espèces. Les genres *Diplocolon* et *Hydrocoryne* ne renferment qu'une seule espèce; les genres *Hassallia* et *Desmonema* en ont 2. On connaît 4 *Microchæte*, 6 *Tolypothrix* et 24 *Scytonema*.

Trois espèces seulement sont marines : *Microchæte grisea*, *M. vitiensis* et *Scytonema polycystum*. Les *Microchæte* sont tous submergés ; les *Hassallia*, les *Diplocolon* et beaucoup de *Scytonema* sont aériens. Les espèces d'eau douce se rencontrent dans les tourbières, les mares, les étangs, les ruisseaux plus ou moins rapides; les espèces aériennes se trouvent sur la terre humide, sur les mousses, l'écorce et les feuilles des arbres ou sur les rochers qu'elles creusent parfois de petites cavités (*Hassallia Bouteillei*). Les filaments de plusieurs espèces de *Scytonema* se couvrent assez souvent d'une poussière calcaire qui en modifie la coloration.

Dix-huit Scytonémées ne sont jusqu'à présent connues qu'en Europe ; 2 espèces sont exclusivement américaines ; 2 sont propres à l'Orient ; 5 sont communes à l'Amérique et à l'Orient ; 4 sont communes à l'Europe et à l'Amérique ; 9 sont cosmopolites.

GENERUM SCYTONEMACEARUM CLAVIS ANALYTICA.

A. Trichomata in vagina solitaria.
Fila simplicia..... XVI. MICROCHÆTE.
Fila pseudo-ramosa.
* Pseudo-rami gemini, eruptione laterali trichomatis ad medium inter heterocystas, rarius sub heterocysta formati..... XVII. SCYTONEMA.
** Pseudo-rami solitarii, eruptione laterali trichomatis sub heterocysta formati, rarius gemini ad medium inter heterocystas.
Fila fragilia; plantæ terrestres..... XVIII. HASSALLIA.

Fila flexilia; plantæ aquaticæ. XIX. TOLYPOTHRIX.

B. Trichomata sæpe plurima (2-6) in vagina communi inclusa.

α. Fila recta.

Heterocystæ basilares..... XX. DESMONEMA.

Heterocystæ intercalares..... XXI. HYDROCORYNE.

β. Fila, *Nostocorum* modo, intra vaginam communem contorta..... XXII. DIPLOCOLON.

XVI. — MICROCHÆTE Thuret

Essai de classification des Nostochinées, p. 7, 1875 (*Ann. des sc. nat.*, 6ᵉ série, Bot., I, p. 378).

Coleospermum Kirchner.

Fila simplicia, basi affixa, erecta. Trichomata in vagina solitaria. Heterocystæ basilares et intercalares. Sporæ (ubi cognitæ) e cellulis inferioribus formatæ. Plantæ minutæ, marinæ vel aquæ dulcis, in cæspitibus stellatis vel tomentosis aggregatæ.

Les *Microchæte*, surtout ceux qui sont marins, ressemblent beaucoup aux *Calothrix*, mais leurs filaments ne sont jamais terminés en poil.

SPECIERUM CHAVIS ANALYTICA.

A. Plantæ aquæ dulcis; heterocystæ basilares simul et intercalares.

Fila stellata 6-7 μ crassa; vagina simplex, tenuis, arcta..... 1. *M. tenera.*

Fila sparsa ad 10 μ crassa; vagina ampla, duplex; interior membranacea, tenuis, exterior mucosa, crassa..... 2. *M. diplosiphon.*

B. Plantæ marinæ; heterocystæ basilares.

Dense cæspitosa; fila recta 6 μ crassa, basi in bulbum incrassata..... 3. *M. grisea.*

Laxe cæspitosa; fila 7-9 μ crassa flexuosa, basi vix incrassata..... 4. *M. vitiensis.*

1. M. tenera Thuret

Essai de classification des Nostochinées, p. 7, 1875 (*Ann. des sc. nat.*, 6e sér., Bot., I, p. 378); Bornet et Thuret, *Notes algologiques*, p. 129, tab. XXX, A.

Coleospermum Gœppertianum Kirchner, *Kryptogamenflora von Schlesien*, Algen, p. 239, 1878; *Mikroscopische Pflanzen-und Thierwelt des Süsswassers*, p. 40, tab. V, fig. 129.

Parvula, stellata, filis 1 millim. longis, 6-7 μ crassis, basi curvatis, leniter flexuosis; vagina tenui, arcta, uniformi, hyalina; trichomatibus 5 μ crassis, ærugineis; articulis inferioribus diametro duplo longioribus, superioribus æqualibus; heterocystis basilaribus oblongis, intercalaribus cylindricis (v. v.).

Hab. ad Algas in stagnis Galliæ australis apud Antibes! et in paludibus Silesiæ (Kirchner).

2. M. diplosiphon Gomont

Sur deux Algues nouvelles des environs de Paris, in *Bulletin de la Soc. bot. de France*, XXXII, p. 211, tab. 8, 1885.

Filis rectis vel flexuosis a basi usque ad apicem sæpius leviter attenuatis; articulis 4,4-6 μ crassis, inferioribus ad genicula contractis, diametro longioribus, superioribus minus contractis, diametro æqualibus vel brevioribus; vagina duplici, achroa; exteriore irregulari, mucosa, sæpe trichomatis diametrum fere duplo superante, usque ad 10 μ crassa; interiore tenui 4,7-6,7 μ crassa, membranacea, exacte cylindrica, arcta; heterocystis basilaribus depressis vel sphæricis, intercalaribus plus minusve elongatis; sporis seriatis cylindricis, articulos steriles crassitudine æquantibus, usque ad quater diametro longioribus (v. v.).

Hab. in scrobiculis rupium aqua pluviali repletis apud Lardy prope Paris (Gomont !).

3. **M. grisea** Thuret

Essai de classification des Nostochinées, p. 7, 1875 (*Ann. des sc. nat.*, 6e série, Bot., I, p. 378); Bornet et Thuret, *Notes algologiques*, p. 127, tab. XXX.

Strato cæspitoso tomentoso, orbiculari, sordide viridi, in sicco violascente; filis 1 millim. longis, 6-7 μ crassis, basi curvatis bulbosis, mox erectis, dense constipatis; vagina tenui, arcta, continua, hyalina; trichomatibus 5-6 μ crassis, fusco-olivaceis; articulis diametro dimidio vel triplo brevioribus; heterocysta basilari hemisphærica (v. v.).

Hab. supra conchas, lapides et Algas majores inter Zosteras in oceano Atlantico ad oras Galliæ prope Brest (Crouan!) et Le Croisic!; ad littora Novæ-Angliæ (Collins!).

4. **M. vitiensis** Askenasy

in Bornet et Flahault, *Tableau synopt. des Nostochacées filamenteuses hétérocystées*, p. 22, 1885 (*Mém. de la Soc. des Sc. de Cherbourg*, XXV, p. 214).

Cæspitosa, strato laxo, tomentoso, brevi; filis millimetrum vix attingentibus, 7-9 μ crassis, basi curvatis parum incrassatis, sursum leviter attenuatis, erectis, flexuosis; vagina tenui, arcta, hyalina, in filis vetustioribus pluries ocreata; trichomatibus 5-6 μ crassis; articulis diametro paulo brevioribus; heterocysta basilari (v. s.).

Hab. ad Algas in oceano Pacifico ad insulas Viti, Matuku (Naumann!).

Cette espèce diffère de la précédente par ses filaments lâches, flexueux et plus gros.

XVII. — Scytonema Agardh

Systema Algarum, p. 26, 1824.

Conferva, Inoconia, Calothrix, Petalonema, Lyngbya, Drilosiphon, Symphyosiphon, Arthrosiphon, Spermosira, Hypheothrix, Symploca, Schizosiphon, Leptothrix, Tolypothrix, Mastigonema, Chrysostigma spec.

Fila pseudo-ramosa; pseudo-rami solitarii vel gemini ex

eruptione laterali trichomatis formati, in intervallo heterocystarum, interdum quoque, sed rarius, sub ipsis heterocystis egredientes. Trichomata in vagina solitaria, recta. Hormogonia terminalia solitaria. Sporæ, in paucis speciebus tantum visæ, sphæricæ aut ovatæ, exosporio tenui et lævi. (Conf. Borzi, *loc. cit.*, 1879, p. 368.)

Conformément aux indications données par l'un de nous dans les *Notes algologiques*, p. 142, nous distribuons les espèces de *Scytonema* en trois sections : *Euscytonema*, *Myochrotes*, *Petalonema*, fondées sur la structure de la gaine et sur la ramification. Nous n'avons pas maintenu les subdivisions établies dans chaque groupe pour les espèces à filaments soudés en mèches. Ce caractère nous a semblé n'avoir qu'une valeur secondaire, parce qu'il se rencontre dans des plantes dont les filaments ont une structure tellement voisine de celle que présentent d'autres plantes à filaments libres, qu'on ne saurait les en éloigner dans une disposition naturelle des espèces.

SPECIERUM CLAVIS ANALYTICA.

Sectio I. Vaginæ homogeneæ vel stratis parallelis formatæ; cellularum dissepimenta distincte perspicua..... Euscytonema.

A. Aquaticæ.

† Fila libera.

* Cellulæ discoideæ diametro trichomatis 3-4 plo breviores.

α. Planta aquæ dulcis, filis intricatis lyngbyoideis ubique conformibus, parce pseudo-ramosis, 18-30 μ crassis; trichoma viridi-fuscum..... 1. *S. cincinnatum.*

β. Planta marina, filis lyngbyoideis purpurascentibus, ubique conformibus, parce pseudo-ramosis, 12-24 μ crassis..... 2. *S. polycystum.*

** Cellulæ diametro sæpius æqui-

longæ vel longiores. Plantæ aquæ dulcis.

Cæspitosa, radiatim expansa, læte viridis, filis 18-24 μ crassis. . . . . 3. *S. coactile.*

Stratum tomentosum late expansum, sordide fuscum, filis ad 30 μ crassis. 4. *S. rivulare.*

†† Fila in fasciculos paralleliter coalita, stratum olivaceo-viride vel violaceum formantia, 12-16 μ crassa. . . . . 5. *S. Arcangelii.*

B. Terrestres.

Pulvinata, tomentosa, atro-violacea vel rubescens; fila libera 5-10 millim. longa, 16-30 μ crassa; vaginæ crassæ gelatinosæ; articuli diametro duplo breviores, passim subæquales. . . . . 6. *S. stuposum.*

Dense pulvinata lanosa, atro-viridis; fila libera 1-5 millim. alta, 15-24 μ crassa; vaginæ membranaceæ gelatinosæ; articuli breves virides. . . . . 7. *S. Millei.*

Dense cæspitosa atro-viridis; fila in fasciculos erectos coalita, 1-1,5 millim. alta, 15-21 μ crassa; articuli subquadrati, olivaceo-virides, juniores violaceo-grisei. . . . . 8. *S. guyanense.*

Cæspitosa, saturate æruginea vel rubescens; fila in fasciculos coalita, 2-4 millim. alta, 12-15 μ crassa, flexuosa. . 9. *S. javanicum.*

Dense cæspitosa, nigra vel cinereo-cyanescens; fila libera 1-2 millim. alta, 10-18 μ crassa; vaginæ tenues et fragiles, fuscæ; articuli olivaceo-virides. 10. *S. ocellatum.*

Tomentosa-subcrustacea, fusco-nigra; fila libera dense implicata 25 μ crassa, apice apiculo conico terminata; vaginæ amplæ stratosæ lamellosæ. . . . . 11. *S. siculum.*

Tomentosa, cyaneo-viridis vel fusca; fila libera 6-10 millim. alta, 9-15 μ crassa; vaginæ gelatinosæ, articuli æruginei. 12. *S. varium.*

Cæspitosa, nigrescens, grisea vel cya-

nescens; fila 1-3 millim. alta, in fasciculos coalita, 7-15 μ crassa.... 13. *S. Hofmanni.*

Crustaceo-orbicularis fusco-nigrescens; fila in fasciculos coalita, millim. alta, 6-9 μ crassa..... 14. *S. ambiguum.*

Sectio II. Vaginæ lamellosæ, stratis divergentibus; rami plerumque gemini, angulo fere recto egredientes..... Myochrotes.

Cæspitosa, natans, radiatim expansa; fila 10-15 μ crassa; vaginæ parce lamellosæ..... 15. *S. tolypotrichoides.*

Natans, filis 12-18 μ crassis; vaginæ crassæ lamellosæ; trichomata passim incrassata (9-15 μ)..... 16. *S. flavo-viride.*

Terrestris, pannosa expansa; fila 15-21 μ crassa. Vaginæ hic illic lamellosæ, in vertice ultimæ cellulæ tenues.... 17. *S. figuratum.*

Terrestris, pannosa expansa; fila 18-36 μ crassa; vaginæ usque ad verticem ultimæ cellulæ crassæ, pluries ocreatæ..... 18. *S. Myochrous.*

Sectio III. Vaginæ crassæ, lamellosæ, e stratis plurimis ocreatis formatæ; ramificatio duplex : rami inferiores gemini (scytonematoidei), superiores solitari (tolypotrichoidei) heterocysta basilari prædita..... Petalonema.

Cæspitoso-crustacea nigra; fila 0,5-2 millim. alta, 15-30 μ crassa; rami gemini inferne coaliti, demum liberi. 19. *S. crustaceum.*

Cæspitoso-pulvinata nigra; fila in fasciculos coalita, 3-5 millim. alta, 12-30 μ crassa; cellulæ (in sicco) subsphæricæ..... 20. *S. velutinum.*

Planta in stratum spongiosum compactum viridi-fuscum expansa; fila coalita, 2-3 millim. alta, 15-30 μ crassa; vaginarum strata interiora flava, exteriora hyalina, mollia, ambitu irregulari..... 21. *S. involvens.*

Pulvinata, nigra; fila libera, millim. alta, 27-45 μ crassa; vaginæ multi-

pliciter lamellosæ, erosæ..... 22. *S. crassum.*
Pulvinata nigra; fila libera, millim. alta, 24-40 μ crassa; vaginæ dense lamellosæ, lamellis arctis..... 23. *S. densum.*
Filis sparsa vel in stratum mucosum approximata, libera, 4-8 millim. alta, 24-66 μ crassa; vaginæ teretes, multipliciter lamellosæ, discolores, sæpe constrictæ..... 24. *S. latum.*

Sectio I. — *Euscytonema.*

1. S. cincinnatum Thuret

Essai de classification des Nostochinées, p. 9, in *Ann. des sc. nat.*, 6e série, Bot., I. p. 380, 1875; — Nordstedt, *De Algis aquæ dulcis et Characeis ex insulis Sandwicensibus a S. Berggren repertis*, p. 6; — Wittrock et Nordstedt, *Algæ exsiccatæ*, n° 274!; — Borzi, *Morfologia*, etc., in *N. Giornale bot. ital.*, XI, p. 373; — Wolle, *Bulletin of Torrey Club*, VIII, p. 38.

Calothrix lanata Kützing, *Algarum aq. dulc. Dec.* I, n° 5, 1833.

Lyngbya cincinnata Kützing, *Phycologia generalis*, p. 226, 1843; *Species Algar.*, p. 283; *Tabulæ phycol.*, I, p. 48, tab. 89, fig. 1; — Rabenhorst, *Algen*, n°s 557 et 1917!.

Spermosira major Rabenhorst, *Algen*, n° 469, 1855!

Chrysostigma cincinnatum Kirchner, *Kryptogamenflora von Schlesien*, I, Algen, p. 238, 1878.

Strato cæspitoso, intricato, lanoso, viridi-fuscescente vel olivaceo; filis 16-36 μ, sæpius 18-30 μ crassis, 3 centim. et ultra longis, crispis; pseudo-ramis conformibus; vaginis firmis, membranaceis, hyalinis, rarius fuscescentibus; trichomatibus 14-30 μ crassis, viridibus vel fusco-violaceis; articulis diametro 3 plo brevioribus; heterocystis depressis vel quadratis, modo numerosis, nonnunquam fere nullis (v. v.).

Hab. in rivulis, fontibus et stagnis Galliæ!, Helvetiæ (A. Braun!), Germaniæ (Kützing!, etc.), Bohemiæ (Hansgirg!), Austriæ (Kalchbrenner in herb. Grunow!), Corsicæ (Soleirol! n° 4160), Brasiliæ (Puiggari!), insularum oceani Pacifici Sandwich (Berggren!), et Sumatra (herb. Askenasy!).

Dans cette espèce, les hétérocystes sont plus ou moins nombreux, la

ramification plus ou moins fréquente. Il arrive parfois que les hétérocystes, au lieu de se colorer en jaune, conservent une couleur verte assez marquée. Ils sont alors peu visibles, surtout sur les échantillons desséchés. Mais, dans ce cas, l'addition de chloroiodure de zinc ne manque jamais de les mettre en évidence en teintant leur enveloppe en bleu ou en rouge violacé. On a confondu souvent le *Scytonema cincinnatum* avec le *Plectonema mirabile*, qui s'en distingue pourtant aisément par son port différent et par ses filaments plus épais toujours dépourvus d'hétérocystes.

2. S. polycystum.

Strato floccoso intricato, in sicco rubescente; filis centimetrum longis, 12-24 μ crassis, parce pseudo-ramosis; pseudo-ramis filo primario conformibus geminis vel solitariis; vagina membranacea tenui, haud lamellosa, hyalina; trichomatibus 10-20 μ crassis rubescentibus, articulis discoideis diametro 3-4 plo brevioribus; heterocystis crebris, in speciminibus siccis ovalibus vel globoso-coarctatis, usque ad 21 μ longis, pallidis (v. s.).

Hab. inter Algas lyngbyaceas marinas in *Spyridia filamentosa* crescentes, ad oras Novæ-Caledoniæ propæ Nouméa (Grunow!).

L'affinité de cette Algue avec le *Scytonema cincinnatum* est si complète qu'il nous semble impossible de l'en éloigner. Peut-être un jour, lorsque l'histoire de ces deux espèces sera mieux connue, sera-t-on amené à les séparer génériquement des autres *Scytonema*.

3. S. coactile Montagne

in Kützing, *Species Algar.*, p. 305, 1849; *Tabulæ phycologic.*, II, p. 6, tab. 20, fig. III; — Montagne, *Syllogе generum speciеrumque cryptogamarum*, p. 456, n° 1657 !, e specim. auth. in herb. Thuret!; — Schramm et Mazé, *Essai de classification des Algues de la Guadeloupe*, édit. imprimée, p. 32, édit. autogr., p. 75; — Mazé et Schramm, *Essai de classification des Algues de la Guadeloupe*, p. 34, e specim. auth. n° 69, in herb. Crouan!; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 280; — Bornet et Thuret, *Notes algologiques*, p. 146.

Scytonema coactile var. radians Crouan in Mazé et Schramm, *Essai de classification des Algues de la Guadeloupe*, p. 35, 1870-77, e specim. auth. sub n^is^ 674, 1160, 1458, in herb. Crouan!

Scytonema elegans var. antillarum Crouan in Mazé et Schramm, *Essai de classification des Algues de la Guadeloupe*, p. 35, 1870-77; e specim. auth. n° 150, in herb. Crouan!

TOLYPOTHRIX GUADELUPENSIS Crouan in Mazé et Schramm, *Essai de classification des Algues de la Guadeloupe*, p. 36, 1870-77; e specim. auth. n° 256 in herb. Crouan!

Strato cæspitoso-pannoso radiatim expanso, viridi-ærugigineo, sericeo, usque ad 15 centim. lato; filis 18-24 μ crassis, 4 centim. et ultra longis; pseudo-ramis longis, erecto-patentibus, conformibus; vaginis firmis, membranaceis, hyalinis vel luteolis; trichomatibus 12-18 μ crassis, læte ærugineis; articulis subquadratis aut diametro longioribus; heterocystis sparsis subquadratis (v. s.).

Hab. junior adfixus, demum natans, in stagnis et rivulis Antillarum (herb. Montagne!), Borboniæ (herb. Lenormand!) et Indiæ orientalis (Perrottet!).

4. S. rivulare Borzì

Morfologia e biologia delle Alghe ficocromacee, in *N. Giornale bot. ital.*, XI, p. 373, 1879.

Strato late expanso pannoso-tomentoso, sordide fusco, ad rufum vergente; filis parce pseudo-ramosis, varie flexuosis vel curvatis, crassioribus ad 30 μ circiter crassis, plus minus intense chalybeo-purpurascentibus, distincte granulosis; vaginis firmis, arctis, homogeneis, vitreis, sæpe superficie exteriore lævissime asperato-corrugatis, usque ad 5 μ crassis, articulis quadratis vel brevioribus quam latis; heterocystis articulorum vegetativorum forma et crassitie, aureis vel luteis; sporis globosis, atro-chalybeis, exosporio firmo et lævi (ita auctor loc. cit.) (n. v.).

Hab. ad saxa irrorata rivulorum Italiæ superioris, prope Vallombrosam (Borzì!).

Cette espèce, dont nous n'avons pu nous procurer des échantillons, semble très voisine du *Scytonema stuposum* et principalement de la forme submergée distribuée par Bréhisson dans les *Algen Europa's* de Rabenhorst.

Les spores du *Scytonema rivulare* naissent à l'automne. Les articles s'arrondissent, leur contenu devient granuleux et prend une couleur bleu d'acier assez foncée; enfin ils s'entourent d'une membrane mince

et lisse et constituent alors des spores sphériques ou ovales d'environ 20 μ de diamètre. En même temps la gaine se résout en un mucilage amorphe. La germination commence en mai. Le contenu de la spore se coupe en deux ; l'exospore s'amincit et se détache du jeune filament, qui se revêt immédiatement d'une gaine mucilagineuse. Quand les filaments germinatifs ont acquis une certaine longueur, ils se coupent en fragments qui se développent à la manière des hormogonies en formant un hétérocyste basilaire (Borzi).

5. S. Arcangelii.

Scytonema cinereum *Erbario crittogam. ital.*, n° 785, 1878; — (non Meneghini nec aliorum).

Strato pulvinato 3-4 millim. alto, expanso, cinereo-viridi; filis 12-16 μ crassis, in fasciculos intricatis; pseudo-ramis longis flexuosis; vaginis membranaceis, tenuioribus, hyalinis; trichomatibus 10-14 μ crassis, violaceo-viridibus; articulis discoideis vel subquadratis; heterocystis subquadratis, hyalinis vel luteolis (v. s.).

Hab. in aquâ cymbarum in tepidariis horti botanici florentini (Arcangeli !).

Cette Algue est bien distincte du *Scytonema cinereum* Meneghini (*Sc. ocellatum* Lyngbye) auquel M. Arcangeli l'a rapportée, non seulement par son habitat aquatique, sa couleur, ses articles courts, mais surtout par ses filaments soudés en mèches à la manière des *Symphyosiphon* Kützing.

6. S. stuposum Bornet

in Bornet et Thuret, *Notes algologiques*, p. 146, 1880.

Calothrix stuposa Kützing, *Species Algarum*, p. 312, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 8, tab. 30, fig. V; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 272; *Algen*, n° 2185!; — Grunow, *Reise der Fregatte Novara um die Erde*, Bot. Theil, I, p. 32.

Scytonema cyanescens Crouan in Mazé et Schramm, *Essai de classification des Algues de la Guadeloupe*, 2e édition, p. 34, 1870-77; e specim. auth. in herb. Crouan!

Scytonema gracile Rabenhorst, *Algen*, n° 2329!, 1873; — (non Kützing nec Rabenhorst, *Algen*, n° 117, 977, 1842).

Strato pulvinato tomentoso late expanso, atro-violaceo vel rubescente; filis liberis 5-10 millim. longis, 16-30 μ (sæpius

18-21 μ) crassis, pseudo-ramosis; pseudo-ramis approximatis, solitariis vel geminis, filo primario conformibus; vagina crassa, gelatinosa; trichomatibus olivaceo-violaceis, exsiccatione cærulescentibus sæpe polychrois, 12-18 μ crassis; articulis diametro 2-3 plo brevioribus, passim subquadratis; heterocystis diametro æqualibus (v. v.).

Hab. ad terram, muros, ripas rivulorum, etiam ad Muscos aquaticos Galliæ apud Falaise (Brébisson !), Montpellier !, etc., Brasiliæ (Puiggari !), Antillarum (Mazé in herb. Crouan !), Abyssiniæ (Beccari !), Ceylonæ (Ferguson !), insulæ Borboniæ (Bory !), Javæ (herb. Lenormand !), Novæ-Caledoniæ (Vieillard !), Novæ-Zelandiæ (Hochstetter in herb. Grunow !).

Une étude plus complète de cette espèce, basée sur un plus grand nombre d'échantillons, nous a déterminés à la séparer définitivement du *Scytonema cincinnatum* pour la rapprocher des espèces qui se groupent autour du *Sc. ocellatum*. Elle paraît être aussi répandue dans les pays chauds que le *Sc. ocellatum* l'est dans nos régions tempérées et se rencontrer, comme celui-ci, dans des stations très diverses. Elle se distingue du *Sc. cincinnatum* par la consistance gélatineuse de ses gaines, sa couleur, ses articles plus longs, sa ramification plus abondante. Ses rameaux sont fréquemment solitaires.

7. S. Millei Bornet

in Bornet et Thuret, *Notes algologiques*, p. 147, 1880.

SCYTONEMA LEPRIEURII Kützing in Hohenacker, *Algæ marinæ siccatæ*, n° 458!, 1862; non *Species Algar.*, nec *Tabulæ phycolog.*; — Montagne, *Cryptogamia Guyanensis*, in *Ann. des sc. nat.*, 3e série, Bot., XIV, p. 305, quoad n° 1097!

Strato lanoso-pulvinato late expanso, 1-5 millim. alto, atro-viridi vel fuscescente; filis 15-21 μ crassis, flexuosis, intricatis, pseudo-ramosis, pseudo-ramis erecto-patentibus; vaginis firmis fuscescentibus; trichomatibus 10-15 μ crassis, viridibus; articulis compressis; heterocystis compressis fuscis, diametro trichomatis brevioribus (v. s.).

Hab. ad rupes propè Cayenne (Mille in herb. Bory !, Leprieur, n° 1099 !); ad terram in insula St. Thomas (Hohenacker, *Algæ mar. siccatæ*, n° 458 *a*).

Dans son *Cryptogamia Guyanensis*, Montagne a rapporté au *Scytonema Leprieurii* Kützing les échantillons de la collection de Leprieur, numérotés 824 et 1069. Ces deux échantillons n'appartiennent pas à la même espèce. L'un ne nous semble pas suffisamment distinct du *Sc. Millei*, le second appartient à la série des *Myochrotes* et n'est vraisemblablement qu'une forme du *Sc. figuratum* Agardh.

8. S. guyanense.

SYMPHYOSIPHON GUYANENSIS Montagne, *Huitième centurie de plantes cellulaires nouvelles*, in *Ann. des sc. nat.*, 4e série, Bot., 1859, t. XII, p. 171, n° 84, e specimin. authent. n° 542!.

SCYTONEMA BYSSOIDEUM var. CORTICALE Montagne, *Histoire de l'île de Cuba*, p. 10, tab. II, fig. 2, 1838, e spec. auth. in herb. Montagne!.

SCYTONEMA RAVENELII Wood, *Prodrômus of a Study of the fresh-water Algæ, of eastern North-America*, p. 130 (*Proceedings of the American philosophical Society*, XI, 1869); *Contribution to the History of the fresh-water Algæ of North-America*, p. 64, tab. V, fig. 4, in *Smithsonian Contributions to Knowledge*; — *Hedwigia*, X, p. 140; — Bornet et Thuret, *Notes algologiques*, p. 148.

CALOTHRIX INDICA Crouan in Mazé et Schramm, *Essai de classification des Algues de la Guadeloupe*, p. 33, 1870-77, e specim. auth. n° 6 in herb. Crouan!.

SYMPHYOSIPHON WOLLEI Bornet in Wolle, *Bulletin of Torrey Club*, VI, p. 139, 1877.

SCYTONEMA PULVINATUM Nordstedt, *De Algis aquæ dulcis et Characeis ex insulis Sandwicensibus a S. Berggren repertis*, p. 6, tab. I, fig. 5, 1878, e specim. authent. in herb. Thuret!; (non Rabenhorst).

MASTIGONEMA VELUTINUM Wolle, *Bulletin of Torrey Club*, VII, p. 283, 1879, e specim. auth.; (non Wittrock et Nordstedt).

Strato dense pulvinato, 1-2 millim. alto, late expanso, atro-viridi; filis 15-21 μ crassis, in fasciculos verticales coalitis; pseudo-ramis longis flexuosis aggregatis; vaginis firmis, membranaceis, lamellosis, luteo-fuscis; trichomatibus 10-16 μ crassis, olivaceo-viridibus; articulis subquadratis aut elongatis (v. s.).

Hab. ad terram, murôs et saxa madida, ad corticem arborum Americæ fœderatæ (Wolle!), Antillarum (Mazé et Schramm in herb. Crouan!), Guyanæ (Leprieur!), Venezuelæ (Farlow!), Brasiliæ (Puiggari!) et insularum Sandwich (Berggren!).

Des exemplaires originaux qui nous sont parvenus depuis la publication des *Notes algologiques* nous ont permis d'établir d'une manière plus complète la synonymie de cette espèce. Le nom de *S. guyanensis* étant antérieur à celui de *S. Ravenelii* doit lui être préféré. — Les filaments du *S. guyanensis* ayant précisément la même grosseur que ceux du

S. Millei, il est fort possible que ce dernier n'en soit qu'une forme imparfaitement caractérisée.

9. S. javanicum Bornet

in Bornet et Thuret, *Notes algologiques*, p. 148, 1880.

Symphyosiphon javanicus Kützing, *Species Algarum*, p. 323, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 13, tab. 43, fig. I, e specim. Zollingeriano n° 1355, in herb. Mus. Par.!

Scytonema vinosum Montagne, *Cryptogamia Guyanensis* in *Ann. des sc. nat.*, 3e série, Bot., XVI, p. 81, 1851; e specim. auth., in herb. Thuret!; *Huitième centurie de plantes cellulaires nouvelles* (*Ann. des sc. nat.*, 4e série, Bot., VI, p. 185, 1856).

Strato pulvinato, 2-4 millim. alto, saturate ærugineo vel rubescente; filis 12-15 μ crassis, in fasciculos verticales coalitis; pseudo-ramis longis flexuosis aggregatis; vaginis firmis, tenuibus, hyalinis, demum luteolis; trichomatibus 9-12 μ crassis, viridi-fuscescentibus aut violaceis; articulis compressis aut quadratis; heterocystis subquadratis (v. s.).

Hab. ad terram, Muscos, folia et lignum in Guyana (Leprieur!), Brasilia apud Bahiam (Salzmann!), Ceylona (Ferguson!), Java (Zollinger!), nec non in tepidariis Galliæ (Hy!).

10. S. ocellatum Lyngbye

Hydrophytologia danica, p. 97, tab. 28 A, 1819; e specim. auth. in herb. Thuret!; — Greville, *Flora Edinensis*, p. 302; — *Erbario crittog. ital.*, ser. II, n° 1044!; — (non Mougeot et Nestler).

Scytonema torridum Agardh, *Systema Algar.*, p. 40, 1824; — Biasoletto, *Relazione del Viaggio del re Federico Augusto nell' Istria, Dalmazia e Montenegro*, p. 257; — Kützing, *Species Algar.*, p. 310; — Crouan in Mazé et Schramm, *Essai de classification des Algues de la Guadeloupe*, p. 33, 1870-77, e specim. auth. in herb. Crouan!

Inoconia Micheli Libert, *Illustration du genre* Inoconia, in *Annales de la Soc. linnéenne de Paris*, p. 403, tab. V, fig. 1, 1826.

Scytonema lichenicola Kunze in Holl, *Kryptogamen*, sec. Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 281, e specim. authent. in herb. Mus. Par.! (1830).

Scytonema cinereum Meneghini, *Conspectus Algologiæ Euganeæ*, p. 13, 1837; e specim. auth. in herb. Grunow!; — Kützing, *Diagnosen und Bemerkungen zu neuen oder kritischen Algen*, in *Botan. Zeitung*, V, p. 196, 1847; *Species Algar.*, p. 303; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 6, tab. 17, fig. I; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 247; *Algen*, n° 2338!; — Giorgino et Kampmann, *Matériaux pour une flore cryptogamique de l'Alsace* (*Bulletin de la Soc. d'hist. nat. de Colmar*, 1865, p. 128); — Mougeot et Nestler, *Stirpes Vogeso-rhenanæ*, n° 180!; — Ardissone, *Enumerazione delle Alghe della Marca di Ancona*, p. 18; — Heufler, *Enumeratio Cryptogamarum Italiæ Venetæ*, in *Acta caesareo-regiæ Societatis zoologico-botanicæ*, 1871, XXI, p. 91; — Kurz, *Algæ collected in Arracan*, in *Proceedings*

of the Asiatic Society of Bengal, 1873, p. 181; — Cooke, *British fresh-water Algæ*, p. 265, tab. 106, fig. I; — (non Crouan, nec *Erbar. crittog. italiano*).

Scytonema castaneum Kützing, *Phycologia generalis*, p. 215, 1843; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 6, tab. 19, fig. III; — Areschoug, *Algæ scandinavicæ exsicc.*, fasc. XI, n° 376!.

Scytonema Kützingianum Kützing, *Species Algar.*, p. 303, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 5; tab. 16, fig. IV; — Nægeli, sec. Hepp in Rabenhorst, *Algen*, n° 853!; — Bornet, *Deuxième note sur les gonidies des Lichens* (*Ann. des sc. nat.*, 5e série, Bot., 1874, XIX, p. 315).

Sirosiphon ocellatus Rabenhorst, *Algen*, n° 1176! 1862; — (non Kützing).

Scytonema cinereum β. Micheli Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 247, 1865.

Scytonema cinereum c. cinereum Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 248, 1865.

Scytonema cinereum f. Kutzingianum Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 248, 1865.

Scytonema fasciculatum b. castaneum Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 257, 1865 (synon. dubium).

Scytonema parietinum Crouan in Mazé et Schramm, *Essai de classification des Algues de la Guadeloupe*, p. 33, 1870-77, e specim. auth. in herb. Crouan!.

Scytonema murale Zeller in Kurz, *Algæ collected in Arracan*, in *Journal of the Asiatic Society of Bengal*, XLII, pars II, p. 182, 1873; *Hedwigia*, XII, p. 173; Zeller in Rabenhorst, *Algen*, n° 2344!

Dasysiphon Jubianus A. Braun in Rabenhorst, *Algen*, n° 2463!

Strato pulvinato nigro vel cinereo-cyanescente; filis 10-18 μ crassis, ad 3 millim. longis, intricatis, pseudo-ramosis; pseudo-ramis brevibus; vaginis firmis, fuscescentibus, trichomatibus 6-14 μ crassis, olivaceo-viridibus; articulis diametro brevioribus vel quadratis; heterocystis subquadratis luteis (v. v.).

Hab. ad terram, muros et rupes, præsertim umbrosas, necnon in cryptis Norvegiæ (Lyngbye!), Sueciæ (herb. Grunow!), Galliæ meridionalis et occidentalis!, Helvetiæ (Al. Braun!), Germaniæ (Al. Braun!), Austriæ (herb. Grunow!), Italiæ (Meneghini!), Madeiræ (herb. Grunow!), Antillarum (Mazé et Schramm in herb. Crouan!), Brasiliæ (Puiggari!), insul. Bermudensium (Farlow!), Indiæ orientalis (Rabenhorst's Algen!); Ceylonæ (Ferguson!), Saïgon Cochinchinæ (Henry!), insularum Borneo (Léveillé in herb. Thuret!), Sandwich (Berggren!) et Marquises (Jardin!).

11. **S. siculum** Borzi

Morfologia e biologia delle Alghe Ficocromacee, in *N. Giornale bot. ital.*, XI, p. 374, 1879.

Strato tomentoso subcrustaceo, fusco-nigro; filis dense

implicatis usque ad 25 μ crassis; pseudo-ramis crebris brevibus, flexuosis, ad apices rotundatis sed apiculo conico achroo sæpissime terminatis; vaginis amplis 10-14 μ latis, aureo-fuscis stratose lamellosis; articulis sphærico-compressis vel subcylindraceis; heterocystis globosis aut ellipticis aureo-fuscis; sporis intense fuscis, globosis aut ovatis, exosporio crassiusculo et lævi (ita auct. loc. cit.) (n. v.).

Hab. ad rupes calcareas maritimas prope Panormum Siciliæ (Borzi).

Nous n'avons pas vu d'exemplaires de cette plante. Nous la plaçons à la suite du *Scytonema ocellatum* (*Sc. cinereum* Menegh.), à l'exemple de l'auteur qui n'indique pas auprès de quelle espèce anciennement connue elle doit être rangée.

12. **S. varium** Kützing

Species Algar., p. 307, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 6, tab. 23, fig. II, e specim. auth. in herb. Montagne!; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 279; — Zanardini, *Phycearum indic. Pugillus*, in *Memorie del R. Istituto Veneto*, XVII, p. 29; — Kurz, *Algæ collected in Arracan (Proceedings of the Asiatic Society of Bengal*, 1873, p. 182); — Mazé et Schramm, *Essai de classification des Algues de la Guadeloupe*, p. 34, 1870-77; — (non Crouan).

SCYTONEMA CHRYSOCHLORUM Kützing, *Species Algar.*, p. 305, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 6, tab. 19, fig. II, e specim. auth. in herb. Lenormand!; — (non Rabenhorst).

Strato tomentoso, 2-3 millim. alto, cyaneo-viridi vel fusco; filis tortuosis intricatis, 9-15 μ crassis, virescentibus aut luteolis; vaginis gelatinosis inferne hyalinis pellucidis, superne lutescentibus; trichomatibus 5-7 μ crassis, ærugineis aut luteis; articulis subquadratis dense granulosis, vix distinctis; heterocystis subquadratis vel diametro longioribus, achromaticis (v. s.).

Hab. ad terram, plantas et inter Muscos Brasiliæ (herb. Lenormand!), insularum Sandwicensium (herb. Grunow!), Ceylonæ (Ferguson!) et Javæ (herb. Montagne!).

13. **S. Hofmanni** Agardh

Synopsis Algar. Sueciæ, p. 117, 1817; *Systema Algar.*, p. 40; e specim. auth. in herb.

Thuret! ; — Kützing, *Species Algar.*, p. 323; — Bréhisson, *Algues des environs de Falaise*, p. 23; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 259; (non *Algen*, n° 1454); — Thuret, *Essai de classification des Nostochinées*, p. 9 (*Ann. des sc. nat.*, 6e série, Bot., I, p. 380); *Notes algologiques*, p. 139 et 148, tab. XXXV.

Scytonema Hoffman-Bangii Agardh, *Dispositio Algarum Sueciæ*, p. 39, **1812**; e specim. auth. in herb. Grunow!

Conferva cyanea *English Botany*, tab. 2578, **1814**.

Drilosiphon muscicola Kützing, *Phycologia general.*, p. 214, **1843**; *Species Algar.*, p. 302; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 5, tab. 15, fig. II; — Desmazières, *Pl. cryptog. de France*, 2e série, fasc. III, n° 134!

Symphysosiphon cæspitulus Kützing, *Phycologia generalis*, p. 218, **1843**; *Phycol. german.*, p. 177; — Roemer, *Algen Deutschlands*, p. 38.

Drilosiphon Julianus Kützing, *Diagnosen und Bemerkungen zu neuen oder kritischen Algen*, in *Botanische Zeitung*, **1847**, V, p. 197; *Species Algar.*, p. 302; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 5, tab. 15, fig. III; — Rabenhorst, *Algen*, n°s 33, 767 et 1151!; — Hempel, *Algenflora der Umgebend von Chemnitz*, p. 107.

Symphysosiphon cæspitulus β. hercinycus Kützing, *Species Algar.*, p. 323, **1849**; e specim. auth. in herb. Lenormand!.

Scytonema Julianum Meneghini in Kützing, *Species Algar.*, p. 310, **1849**; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 280; — Mazé et Schramm, *Essai de classification des Algues de la Guadeloupe*, p. 32; — Wittrock et Nordstedt, *Algæ exsicc.*, fasc. VI, n° 273!.

Symphysosiphon Hofmanni Kützing, *Species Algar.*, p. 323, **1849**; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 13, tab. 43, fig. III (mala); — Crouan, *Florule du Finistère*, p. 115; — Cooke, *British fresh-water Algæ*, p. 267, tab. 107, fig. II.

Scytonema turicense Nægeli, var. b. muscicola Hepp in Rabenhorst, *Algen*, n° 695!, **1858**; — Brügger, *Bündner Algen*, p. 267.

Scytonema cinereum b. Julianum Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 248, **1865**.

Tolypothrix Selaginellæ Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 282, **1865**, e specim. auth. in herb. Grunow!.

Scytonema cinereum Crouan in Mazé et Schramm, *Essai de classification des Algues de la Guadeloupe*, p. 32, **1870-77**; e specim. auth. n° 114, in herb. Crouan!; — (non Meneghini, nec *Erbar. crittog. ital.*).

Scytonema Cortex Wood, *Prodromus of a Study of the fresh-water Algæ of eastern North-America*, p. 130, **1869**; *Contribution to the History of the fresh-water Algæ of North-America*, in *Smithsonian Contributions to Knowledge*, p. 64; e specim. auth. in herb. Thuret!; *Hedwigia*, X, p. 140.

Scytonema Kurzianum Kurz, *Algæ collected in Arracan*, in *Journal of the Asiatic Society of Bengal*, XLII, pars II, p. 182, **1873**; *Hedwigia*, XII, p. 172; — Zeller in Rabenhorst, *Algen*, n° 2343!.

Schizosiphon intricatus A. Braun in *Sitzungsbericht der Gesellsch. naturforsch. Freunde zu Berlin*, **1875**; — Rabenhorst, *Algen*, n° 2464!.

Scytonema Hansgirgianum Richter, in *Hedwigia*, **1884**, p. 67; Wittrock et Nordstedt, *Algæ exsiccatæ*, n° 674!.

Strato pulvinato late expanso, 1-3 millim. alto, nigro-ærugineo, aut, pulvere calcareo induto, amethysteo-viridi vel cyaneo-griseo; filis 7-12 μ, rarius usque ad 15 μ crassis, in fasciculos verticales coalitis; pseudo-ramis aggregatis; vaginis firmis, membranaceis; trichomatibus 5-10 μ crassis, olivaceo-ærugineis; articulis longitudine inæqualibus; heterocystis oblongis (v. v.).

Hab. ad terram, saxa et ligna in locis humidis Angliæ

(Ralfs in herb. Lenormand!), Galliæ, præcipue meridionalis!, Helvetiæ (Al. Braun!), Austriæ (herb. Grunow!), Italiæ (Marcucci!), Americæ fœderatæ (Farlow!), Antillarum (Mazé et Schramm in herb. Crouan!), Indiæ orientalis (Rabenhorst's Algen!), etiam in tepidariis Galliæ!, Belgiæ! et Germaniæ (A. Braun!).

Var. **symplocoides**.

CALOTHRIX SYMPLOCOIDES Reinsch, *De speciebus generibusque nonnullis novis ex Algarum et Fungorum Classe*, p. 3, 1867; *Die Algenflora des mittleren Theiles von Franken*, p. 51; — Rabenhorst, *Algen*, n° 1923!.

CALOTHRIX CONFERTA Crouan in Mazé et Schramm, *Essai de classification des Algues de la Guadeloupe*, p. 36, 1870-77; e specim. auth. n° 587, in herb. Crouan!.

Vaginis hyalinis, trichomatibus læte ærugineis.

Hab. ad rupes humidas Germaniæ (Reinsch!) et Antillarum (Mazé!).

Le *Scytonema Hofmanni* est souvent revêtu d'une poussière calcaire qui lui donne une couleur gris-perle ou bleuâtre très prononcée. Les genres *Inocoonia* Libert et *Drilosiphon* Kützing ont été établis pour ces exemplaires encroûtés. Ainsi que l'un de nous l'a dit ailleurs (Bornet et Thuret, *Notes algologiques*, p. 142), d'autres espèces de *Scytonema* présentent la même particularité, mais ce caractère n'a pas d'importance au point de vue de la classification. Il n'est pas rare, en effet, de rencontrer des gazons de *Scytonema* dont une partie seulement est encroûtée de calcaire.

L'échantillon authentique de *Scytonema Cortex* Wood que nous avons examiné est constitué par une plante incomplètement développée et composée encore presque entièrement de filaments basilaires. Dans le *Sc. Hofmanni*, cette couche inférieure présente souvent des particularités intéressantes. Quelquefois les trichomes se fragmentent réitérativement comme pour former des hormogonies; mais les tronçons ne sortent pas, vu la situation qu'ils occupent; ils se développent sur place, à l'intérieur de la gaine. En grandissant, les filaments jeunes rompent la gaine, s'allongent au dehors et forment, avec les filaments qui les entourent, un lacis inextricable. C'est le cas du *Sc. Cortex*. Dans d'autres circonstances, certains articles ou des files d'articles des filaments couchés deviennent granuleux, opaques et gonflés; la gaine qui les entoure est distendue, épaissie et mal limitée à l'intérieur. L'aspect

de ces filaments est tout autre que celui des filaments dressés. Ces articles, gorgés de matières de réserve, sont vraisemblablement destinés à maintenir la plante pendant la suspension de la végétation résultant de la sécheresse.

14. S. ambiguum Kützing

Species Algar., p. 894, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 7, tab. 26, fig. II; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 258; *Algen*, n°s 596 et 1158!; — Bornet et Thuret, *Notes algologiques*, p. 149.

HYPHEOTHRIX PARIETINA Sitzenberger in Rabenhorst, *Algen*, n° 708!, 1858.

SYMPLOCA SCYTONEMACEA Hilse in Rabenhorst, *Algen*, n° 926!, 1860.

SCHIZOSIPHON SABULICOLA Hilse in Rabenhorst, *Algen*, n° 1040!, 1861; — (non Al. Braun).

LEPTOTHRIX ROSEA Rabenhorst, *Algen*, n° 1467! (specim. mancum), 1863.

Strato crustaceo-orbiculari, ad millim. alto, fusco-nigrescente; filis tenuissimis, 6-9 μ crassis, in fasciculos verticales dense coalitis; pseudo-ramis aggregatis; vaginis gelatinosis hyalinis, demum fuscescentibus; trichomatibus 2-3 μ vix superantibus, ad apicem crassioribus, dilute virescentibus aut luteo-fuscis; articulis et heterocystis elongatis; hormogoniis longissimis (v. v.).

Hab. ad terram et inter Muscos in locis humidis Galliæ!, Helvetiæ (Hepp!), Germaniæ (Rabenhorst's Algen!), Austriæ (herb. Lenormand!), Americæ fœderatæ (Farlow!), Mexico (herb. Lenormand!), Brasiliæ (Puiggari!), insularum Sandwich (Berggren!); necnon in tepidariis Helvetiæ (Rabenhorst's Algen!).

SECTIO II. — *Myochrotes*.

15. S. tolypotrichoides Kützing

Species Algar., p. 307, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 6, tab. 22, fig. IV; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 252; — Wolle, *Bulletin of Torrey Club*, 1876, p. 139; Bornet et Thuret, *Notes algologiques*, p. 150.

Thallo cæspitoso, natante, globoso, centim. lato, fuscescente-viridi; filis 10-15 μ crassis, a centro radiantibus,

5-6 millim. longis, repetite pseudo-ramosis; pseudo-ramis strictis filo primario conformibus; vaginis hyalinis, demum aureo-fuscis, lamellosis; lamellis exterioribus sæpe achrois; trichomatibus 8-12 μ crassis, olivaceo-luteolis; articulis subquadratis aut longioribus, dense granulosis, vix distinctis; heterocystis variis, aliis brevibus, aliis longis, roseolis (v. v.).

Hab. natans in stagnis Galliæ occidentalis : apud Mortain, Falaise (Brébisson !), Angers !.

16. S. flavo-viride.

• TOLYPOTHRIX FLAVO-VIRIDIS Kützing in *Diagnosen und Bemerkungen zu neuen Algenspecies*, p. 8, **1863**, e specim. authent.!
TOLYPOTHRIX FLAVO-VIRENS (Kütz.) Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 282, **1865**.

Thallo cæspitoso intricato, natante, flavo-viridi; filis rigidis 2 centim. et ultra longis, 12-18 μ crassis, in specimine viso sparsissime pseudo-ramosis; vaginis hyalinis, crassis, lamellosis; trichomatibus cylindricis ærugineis æqualibus, 6-10 μ crassis, articulis diametro subduplo longioribus, passim usque ad 15 μ incrassatis, torulosis, et diametro brevioribus; heterocystis hyalinis quadratis vel oblongis; hormogoniis, ut videtur, prælongis (v. s.).

Hab. in paludibus prope Vera-Cruz Mexicanorum (F. Müller in herb. Lenormand !).

Cette espèce devra peut-être être réunie au *Scytonema tolypotrichoides* lorsque des matériaux plus abondants et plus complets permettront de la mieux connaître à ses divers états. Les articles gonflés et courts, réunis en groupes dans quelques parties des filaments, se rencontrent aussi dans le *Sc. tolypotrichoides*.

17. S. figuratum Agardh.

Systema Algar., p. 38, **1824**, e specim. auth. in herb. Thuret!; — Biasoletto, *Relazione del Viaggio del re Federico Augusto di Sassonia nell' Istria, Dalmazia e Montenegro*, p. 257; — Kützing, *Species Algar.*, p. 310.
SCYTONEMA MYOCHROUS γ. SIMPLEX Lyngbye, *Hydrophytologia danica*, p. 96, **1819**, e specim. auth. in herb. Boy!.
SCYTONEMA CONTEXTUM Carmichael in Hooker's *British Flora*, II, p. 366, **1833**; —

87816

Harvey, *Manual of the British Algæ*, p. 156; — Kützing, *Species Algar.*, p. 310; — Crouan, *Florule du Finistère*, p. 117.

SCYTONEMA COMPACTUM Kützing, *Algar. aq. dulc. Dec.* XIV, n° 138!, **1838**; *Phycologia generalis*, p. 217; — (non Lyngbye).

SCYTONEMA THERMALE Kützing, *Algar. aq. dulc. Dec.* XIV, n° 140!, **1836**; *Phycologia generalis*, p. 215; *Species Algar.*, p. 304; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 5, tab. 18, fig. III; — Meneghini, *Conspectus Algologiæ Euganeæ*, p. 13; — Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamenflora*, p. 85; *Flora europ. Algar.*, II, p. 250; *Algen*, n° 995!; — Montagne, *Huitième Centurie de plantes cellulaires nouvelles*, in *Ann. des sc. nat.*, 4ᵉ série, Bot., XII, p. 170; — Heufler, *Enumeratio cryptogamarum Italiæ venetæ* (*Acta cesareo-regiæ Societatis zoologico-botanicæ*, XXI, p. 91); — Wood, *Contribution to the History of the fresh-water Algæ of North-America*, in *Smithsonian Contributions to Knowledge*, p. 60, 1872; — Bornet et Thuret, *Notes algologiques*, p. 150.

SCYTONEMA THERMALE c. INTEXTUM Meneghini, *Conspectus Algologiæ Euganeæ*, p. 13, **1837**; e specim. auth. in herb. Lenormand et in herb. Grunow!; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 250.

SCYTONEMA INTEXTUM Trevisan, *Prospetto della flora Euganea*, p. 55, **1842**.

SCYTONEMA GRACILLIMUM Kützing, *Phycologia general.*, p. 215, **1843**; *Phycologia german.*, p. 175; *Species Algar.*, p. 306; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 6, tab. 21, fig. 1; — Roemer, *Algen Deutschlands*, p. 39; — Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamenflora*, p. 185; *Flora europ. Algar.*, II, p. 253; *Algen*, nᵘˢ 669, 1035 b et 1097!; — Crouan, *Florule du Finistère*, p. 117.

SCYTONEMA TENUE Kützing, *Phycolog. german.*, p. 176, **1845**; *Species Algar.*, p. 303; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 5, tab. 16, fig. I; — Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamenflora*, p. 86; *Flora europ. Algar.*, II, p. 259; *Algen*, n° 652!; — Ardissone, *Enumerazione delle Alghe della Marca di Ancona*, p. 18; — Heufler, *Enumerazione cryptogamarum Italiæ venetæ* (*Acta cesareo-regiæ Societatis zoologico-botanicæ*, XXI, p. 91).

SCYTONEMA PANICI (Montagne) Schramm et Mazé, *Essai de classification des Algues de la Guadeloupe*, édition imprimée, p. 32, **1845**; édition autographiée, p. 75; — Kützing, *Species Algar.*, p. 305; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 5, tab. 19, fig. I, e specim. auth. in herb. Mus. Par.!; — Montagne, *Sylloge generum specierumque cryptogamarum*, p. 466; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 280; — Martens, *Conspectus Algar. Brasiliæ*, p. 298.

SCYTONEMA CALOTRICHOIDES Kützing, *Species Algar.*, p. 307, **1849**; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 6, tab. 22, fig. III; — Rabenhorst, *Algen*, n° 248!; *Flora europ. Algar.*, II, p. 253; — Heufler, *Enumeratio cryptogamarum Italiæ venetæ*, p. 91; — Wood, *Contribution to the History of fresh-water Algæ of North-America*, p. 61; — Nordstedt, *De Algis aquæ dulcis ex insulis Sandwicensibus*, p. 6.

SCYTONEMA GRACILLIMUM β. CURVATUM Kützing, *Species Algar.*, p. 306, **1849**.

SCYTONEMA DECUMBENS Kützing, *Species Algar.*, p. 307, **1849**; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 6, tab. 22, fig. II, e specim. auth. in herb. Lenormand!; — Marcucci, *Unio itineraria cryptogamica*, n° XXVII!; — (non Rabenhorst).

SCYTONEMA DIMORPHUM Kützing, *Species Algar.*, p. 308, **1849**; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 7, tab. 24, fig. IV.

SCYTONEMA PELLUCIDUM Cramer in *Flora*, XIV, p. 685, **1856**; in Rabenhorst, *Algen*, n° 542!.

SCYTONEMA BORMIENSE Brügger, *Bündner Algen*, p. 265, **1862**, in Wartmann et Schenk, *Schweizerische Kryptogamen*, n° 241!; *Hedwigia*, III, p. 58; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 250; *Algen*, nᵘˢ 2104 et 2363!; — *Erbario crittogamico ital.*, ser. II, n° 712!.

SCYTONEMA GRACILLIMUM forma b. CRASSIOR Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 254, **1865**.

SCYTONEMA GRACILLIMUM forma c. TERRESTRIS Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 254, **1865**.

SCYTONEMA MYOCHROUS b. DIMORPHUM Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 254, **1865**.

SCYTONEMA CHRYSOCHLORUM Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 255, **1865**; *Algen*,

n° 1096!; — Heufler, *Enumeratio cryptogamarum Italiæ venetæ*, in *Acta cesareo-regiæ Societatis zoolog.-botanicæ*, XXI, p. 139, 1876; — (non Kützing).

SCYTONEMA MYOCHROUS i. CONTEXTUM Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 255, **1865**.

SCYTONEMA MYOCHROUS Thuret, *Essai de classification des Nostochinées*, in *Ann. des sc. nat.*, 6ᵉ série, Bot., I, p. 380, **1875**; — (non Agardh, nec Rabenhorst).

SCYTONEMA CHLOROPHÆUM, *Erbario crittogamico ital.*, ser. II, n° 866!, **1862**; — (non Kützing).

SCYTONEMA GRACILE Rabenhorst, *Algen*, nⁱˢ 117, (**1851**) et 1842!; — *Erbario critog. ital.*, ser. II, n° 180! — (non Kützing, nec Rabenhorst, *Algen*, nⁱˢ 977 et 2339).

SCYTONEMA MYOCHROUS var. TENUIUS, *Erbario crittog. ital.*, ser. I, n° 865!, **1862**; — Rabenhorst, *Algen*, n° 2179!.

SCYTONEMA TURICENSE, *Erbario crittogamico ital.*, ser. I, n° 363!, **1860**; — (non Nægeli).

Strato pannoso, late longeque expanso, spongioso-tomentoso, fusco-nigro vel nigro-virescente; filis tortuosis intricatis, 2-4 millim. altis, rarius centim. superantibus, 15-21 μ crassis; vaginis lamellosis parum ocreatis, luteo-fuscis, lamellis vix divergentibus, in vertice ultimæ cellulæ tenuibus; trichomatibus 6-12 μ crassis, luteo-viridibus; articulis inferne longioribus cylindricis, superioribus discoideis; heterocystis subquadratis aut diametro longioribus, fuscis (v. v.).

Hab. ad rupes humidas vel madidas, rarius ad Muscos in turfosis et in aquis quietis insul. Færoensium (Lyngbye!), Norvegiæ (Hofman-Bang!), Angliæ (Berkeley!), Galliæ, præcipue meridionalis!, Helvetiæ (A. Braun!, Itzigsohn!, Kützing!), Germaniæ (de Bary!), Austriæ et Tyrolis (herb. Grunow!), Italiæ!, Hispaniæ (herb. Grunow!), Americæ fœderatæ (Farlow!), Mexico (F. Mueller in herb. Lenormand!), Indiæ orientalis (herb. Grunow!), Saïgon Cochinchinæ (Henry!), insularum Borboniæ (Bory!), Novæ-Caledoniæ (Vieillard in herb. Lenormand!) et Sandwich (Berggren!).

Var. **Lepricurii**.

SCYTONEMA LEPRIEURII Montagne in Schramm et Mazé, *Essai de classification des Algues de la Guadeloupe*, édition imprimée, p. 32, **1845**, édition autographiée, p. 75; — Kützing, *Species Algar.*, p. 307; *Tabulæ physeolog.*, II, p. 6, tab. 23, fig. I; — Montagne, *Cryptogamia Guyanensis* (*Ann. des sc. nat.*, 3ᵉ série, Bot., XIV, p. 305); e specim. auth. n° 824, in herb. Thuret!; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 280; — Mazé, *Hydrophytes de la Guyane française*, p. 10; — Bornet et Thuret, *Notes algologiques*, p. 151.

SCYTONEMA VARIUM Crouan in Mazé et Schramm, *Essai de classification des Algues de*

la Guadeloupe, p. 34, 1870-77; e specim. auth. in herb. Crouan!; — (non Kützing).

Vaginæ lamellis exterioribus gelatinosis hyalinis.

Hab. in thermis Italiæ (herb. Lenormand!); ad rupes Guyanæ (Leprieur!).

18. S. Myochrous Agardh

Dispositio Algar. Sueciæ, p. 38, 1812; *Synopsis Algar. Scandinaviæ*, p. 112; *Systema Algar.*, p. 40; *Aufzählung einiger in den österreichen Ländern aufgefundener Algen*, in *Flora*, 1827, p. 630; e specim. auth. in herb. Mus. Par.!; — Sprengel, *Systema vegetabilium*, IV, pars I, p. 363; — Duby, *Botanicon gallicum*, pars II, p. 986; — Hooker's *British Flora*, II, p. 365; — Wallroth, *Flora germanica*, p. 55, n° 1238; — Brébisson, *Algues des environs de Falaise*, p. 23; — Meneghini, *Conspectus Algologiæ Euganeæ*, p. 13; — Hugo Mohl, *Über die Vermehrung der Pflanzenzellen durch Theilung*, in *Botan. Zeitung*, I, 1837, p. 26; — Harvey, *Manual of the British Algæ*, p. 155; — Kützing, *Algar. aq. dulc. Dec.* XIV, n° 137!; *Phycologia generalis*, p. 216; *Phycologia german.*, p. 175; *Species Algar.*, p. 309; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 7, tab. 25, fig. III; e specim. auth. in herb. Lenormand!; — Hassall, *British fresh-water Algæ*, p. 237; — Rœmer, *Die Algen Deutschlands*, p. 38; — Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamenflora*, p. 85; *Flora europ. Algar.*, II, p. 254; *Algen*, n° 826!, (non n° 426); — Burgue et Lambert, *Algues du département de l'Aisne* (*Bulletin de la Société scientifique et littéraire de Chauny*, 1860, p. 78); — Bertoloni, *Flora italica;* Cryptogamia, II, p. 301; — Colmeiro, *Enumeracion de las criptogamas de España y Portugal*, part. secunda, p. 243; — Heufler, *Enumeratio cryptogamarum Italiæ venetæ* (*Acta cesareo-regiæ Societatis zoologico-botanicæ*, XXI, p. 91); — Wood, *Contribution to the fresh-water Algæ of North-America*, in *Smithsonian Contributions to Knowledge*, 1872, p. 61; — Kirchner, *Die Mikroskopische Pflanzenwelt*, p. 38; — Areschoug, *Algæ scandinavicæ exsicc.*, n° 377!; — *Erbario crittogamico ital.*, ser. II, n° 1045!; — (non Thuret).

Conferva Myochrous Dillwyn, *British Confervæ*, tab. 15, 1802; — *English Botany*, tab. 1555; — (non *Flora danica*).

Scytonema byssoideum Agardh, *Dispositio Algar. Sueciæ*, p. 39, 1812; *Synopsis Algar. Scandinaviæ*, p. 118; *Systema Algar.*, p. 39; secundum Hornemann e specim. in herb. Bory!; — Harvey, *Manual of the British Algæ*, p. 156; — Biasoletto, *Relazione del Viaggio, del re Federico Augusto nell' Istria, Dalmazia e Montenegro*, p. 256; — Colmeiro, *Enumeracion de las criptogamas de España y Portugal*, p. 243; — Crouan, *Florule du Finistère*, p. 115 (synon. dubium); — (non Berkeley).

Oscillaria pannosa Bory, *Dictionnaire classique d'histoire naturelle*, XII, p. 478, 1827, e specim. auth. in herb. Bory!.

Scytonema chlorophæum Kützing, *Phycologia generalis*, p. 216, 1843; *Phycologia german.*, p. 176; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 7, tab. 25, fig. IV; *Species Algar.*, p. 309; — Thuret, *Essai de classification des Nostochinées*, in *Ann. des sc. nat.*, 6e série, Bot., I, p. 380; — Bornet et Thuret, *Notes algologiques*, p. 138 et 151 tab. XXXIV; — (non *Erbario critt. ital.*).

Scytonema turfosum Kützing, *Phycologia generalis*, p. 216, tab. 6, fig. 1 (15-18), 1843; *Phycologia german.*, p. 176; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 6, tab. 20, fig. I; — Rœmer, *Die Algen Deutschlands*, p. 39; — Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamenflora*, p. 85; *Flora europ. Algar.*, II, p. 255; *Algen*, n° 696!; — Reinsch, *Die Algenflora des mittleren Theiles von Franken*, p. 51; — Heufler, *Enumeratio cryptogamarum Italiæ venetæ* (*Acta cesareo-regiæ Societatis zoologico-botanicæ*,

XXI, p. 91); — Zanardini, *Phycearum indicarum Pugillus*, p. 29; — Schröter, *Neue Beiträge zur Algenkunde Schlesiens* in *Bericht über die Thätigkeit der botan. Section der Schlesischen Gesellschaft in Jahre* 1883, p. 187.

Scytonema helveticum Kützing, *Phycologia general.*, p. 216, 1843; *Phycologia germ an.*, p. 176; *Species Algar.*, p. 308; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 7, tab. 24, fig. III, e specim. auth. in herb. Lenormand!; — Roemer, *Die Algen Deutschlands*, p. 38; Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamenflora*, p. 86; *Algen*, n° 313!; — Fischer, *Beiträge zur Kenntniss der Nostocaceen*, p. 21 et fig. IX; — Brügger, *Bündner Algen*, p. 266.

Scytonema tomentosum Kützing, *Phycologia general.*, p. 217, 1843; *Phycologia germ an.*, p. 176; *Species Algar.*, p. 304; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 5, tab. 18, fig. II? — Roemer, *Die Algen Deutschlands*, p. 39; — Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamenflora*, p. 85; *Flora europ. Algar.*, II, p. 248; *Algen*, n° 595!; — Reinsch, *Die Algenflora des mittleren Theiles von Franken*, p. 151; — Kurz, *Notes on some Javanese Algæ* (*Proceedings of the Asiatic Society of Bengal*, 1870, p. 183; *Algæ collected in Arracan* (*Journal of the Asiatic Society of Bengal*, XLII, pars II, 1873, p. 182); — Heufler, *Enumeratio cryptogamarum Italiæ venetæ* (*Acta cesareo-regiæ Societatis zoologico-botanicæ*, XXI, p. 182); — Kirchner, *Die mikroskopische Pflanzenwelt*, p. 38.

Symphyosiphon spongiosus Kützing, *Phycologia general.*, p. 218, 1843.

Scytonema hibernicum Hassall, *British fresh-water Algæ*, p. 236, tab. 68, fig. I, 1845.

Scytonema gracile Kützing, *Diagnosen und Bemerkungen zu neuen oder kritischen Algen*, in *Botan. Zeitung*, V, p. 196, 1847; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 251; *Algen*, n° 977! (non n^is^ 117, 1843 et 2339); — Giorgino et Kampmann, *Matériaux pour une flore cryptogamique de l'Alsace* (*Bulletin de la Société d'hist. nat. de Colmar*, 1865, p. 128); — Kurz, *Algæ collected in Arracan* (*Journal of the Asiatic Society of Bengal*, XLII, pars II, p. 182); — (non Kützing, *Tabulæ phycolog.*).

Scytonema spongiosum Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamenflora*, p. 86, 1847; *Flora europ. Algar.*, II, p. 261; — Heufler, *Enumeratio cryptogamarum Italiæ venetæ* (*Acta cesareo-regiæ Societatis zoologico-botanicæ*, XXI, p. 92).

Scytonema gracillimum var. γ. obscurum Kützing, *Species Algar.*, p. 306, 1849.

Scytonema flexuosum Meneghini in Kützing, *Species Algar.*, p. 308, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 6, tab. 24, fig. I; — Bertoloni, *Flora italica*, Cryptogamia, II, p. 301; — *Erbario crittogamico ital.*, n° (1030)!

Scytonema flexuosum β. gallicum Kützing, *Species Algar.*, p. 308, 1849; — Rabenhorst, *Algen*, n° 1371!.

Scytonema Heerianum Nægeli in Kützing, *Species Algar.*, p. 309, 1849; — Hepp in Rabenhorst, *Algen*, n^is^ 597 et 1843!; — Brügger, *Bündner Algen*, p. 266.

Scytonema salisburgense Rabenhorst in *Hedwigia*, I, p. 16, tab. II, 1852; *Flora*, XI, p. 454; *Algen*, n° 267!

Scytonema vasconicum Montagne, *Huitième Centurie de plantes cellulaires nouvelles*, in *Ann. des sc. nat.*, 4e série, Bot., VI, p. 185, 1856; e specim. auth. in herb. Thuret!.

Scytonema gracile forma b. crassior Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 251, 1865.

Scytonema Myochrous c. flexuosum Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 254, 1865.

Scytonema Myochrous f. helveticum Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 255, 1865.

Scytonema Myochrous g. chlorophæum Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 255, 1865.

Scytonema alpinum Meneghini in Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 255, 1865.

Scytonema cataractæ Wood, *Prodromus of a Study of the fresh-water Algæ of eastern North-America* (*Proceedings of American philosoph. Society*, 1869, XI, p. 129); *Contribution to the History of the fresh-water Algæ of North-America* (*Smithsonian Contributions to Knowledge*, 1872, p. 62); *Hedwigia*, X, p. 139 Rabenhorst, *Algen*, n° 2492!.

Strato pannoso late longeque expanso, spongioso-tomentoso, fusco-nigro vel nigro-virescente, filis tortuosis intricatis, 2-15 millim. longis, 18-36 μ crassis; vaginis lamellosis luteo-fuscis, lamellis divergentibus, superne ocreatis, in vertice cellulæ ultimæ crassis; trichomatibus 6-12 μ crassis, luteo-viridibus; articulis inferne-longioribus cylindricis, superioribus discoideis; heterocystis subquadratis aut longioribus quam latis, fuscis; sporis (sec. Borzi) globosis, luteo-fuscis (v. v.).

Hab. in terra humida, muris et rupibus madore continuo irrigatis Sueciæ (Hornemann!), Norvegiæ (Areschoug!), Galliæ, præcipue australis!, Helvetiæ (A. Braun!, Nægeli!, etc.), Germaniæ (Rabenhorst's Algen!), Austriæ (Kützing!, Hausmann!), Italiæ (Erbario critt. ital.), Hispaniæ (herb. Grunow!), Novæ-Angliæ (Wood!, Farlow!), insularum Bermudiensium (Farlow!), Ceylonæ (Ferguson!) et Novæ-Caledoniæ (Vieillard!).

Comme la plupart des espèces très répandues et qui s'accommodent de conditions très diverses, le *Scytonema Myochrous* présente des variations de taille, de couleur, de ramification, etc., qui expliquent, sans les rendre plus acceptables, le nombre extraordinaire de noms spécifiques qui lui ont été donnés. Entre les formes que nous réunissons, il nous a été impossible d'en trouver aucune dont les caractères ne fussent pas de ceux qui sont déterminés par l'âge, la station ou d'autres influences de même ordre. Le *Sc. Myochrous* est très souvent mélangé avec le *Sc. figuratum* et les deux espèces sont fréquemment confondues par les collecteurs. Malgré leur ressemblance, nous les tenons pour bien distinctes. L'étude prolongée que nous en avons faite dans des localités variées et à des époques différentes ne nous a jamais montré de passage de l'une à l'autre.

Sectio III. — *Petalonema*.

19. S. crustaceum Agardh

Systema Algar., p. 39, 1824, e specim. auth. in herb. Mus. Par.!; — Bisoletto, *Relazione del Viaggio del re Federico Augusto nell' Istria, Dalmazia e Montenegro*, p. 257.

Scytonema pachysiphon Kützing, *Phycologia general.*, p. 216, 1843; *Phycolog. german.*, p. 175; *Species Algar.*, p. 309; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 7, tab. 25, fig. II,

e specim. auth. in herb. Lenormand!; — Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamenflora*, p. 85.

SCYTONEMA CLAVATUM Kützing, *Diagnosen und Bemerkungen zu neuen oder kritischen Algen*, in *Bot. Zeitung*, 1847, V, p. 196, e specim. auth. in herb. Brébisson!; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 265; *Algen*, n° 2180!; — Bornet et Thuret, *Notes algologiques*, p. 151.

PETRONEMA FRUTICULOSUM Thwaites, *English Botany*, tab. 2959, 1849, fide Cooke, *British fresh-water Algæ*, II, p. 275.

SCYTONEMA MYOCHROUS Agardh, e. RIVULARE Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 255, 1865.

Strato pulvinato nigro, 0,5-2 millim. alto; filis 15-30 μ crassis, brevibus, erectis, aggregatis, sæpe leniter incrassatis et decumbentibus, crebre pseudo-ramosis; pseudo-ramis adscendentibus, subabbreviatis, geminis, basi coalitis, demum liberis; vaginis gelatinosis luteo-fuscis; concoloribus, lamellosis, lamellis divergentibus; trichomatibus 6-8 μ crassis, ærugineis; articulis subquadratis vel depressis; heterocystis oblongis (v. v.).

Hab. ad rupes madidas Sueciæ (Agardh!), Galliæ (Brébisson!, Castagne!), Helvetiæ (A. Braun!), Austriæ (Grunow!), Istriæ (Hauck!).

A beaucoup d'égards le *Scytonema crustaceum*, principalement sous la forme ordinairement désignée par le nom de *Sc. clavatum*, se rapproche du *Sc. Myochrous;* il s'en distingue par ses rameaux cohérents à la base, la ténuité plus grande de ses filaments et par ses ramifications supérieures, qui sont fréquemment disposées comme celles des *Tolypothrix*.

Var. β. **incrustans**.

SCYTONEMA INCRUSTANS Kützing, *Phycologia general.*, p. 216, 1843; *Phycolog. germanica*, p. 176; *Species Algar.*, p. 306; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 6, tab. 20, fig. IV; — (non Rabenhorst).

SCYTONEMA TECTORUM Itzigsohn in Rabenhorst, *Algen*, 263 b, 1853; *Flora*, XI, p. 454.

SCYTONEMA CLAVATUM Hepp in Rabenhorst, *Algen*, n° 594! 1857; *Flora europ. Algar.*, II, p. 265.

SYMPHYOSIPHON INCRUSTANS Wolle, *Bulletin of Torrey Club*, 1876, p. 139; *A Nostoc the Matrix of* Scytonema, in *Bullet. of Torrey Club*, 1878, p. 217, fig. J, K; — Kirchner, *Beiträge zur Algenflora von Würtemberg (Württemberg naturwissenschaftl. Jahresheft)*, p. 194, 1880.

Pseudo-ramis usque ad apicem in eadem vagina geminatis; sporis (secundum Borzi) globosis vel ovalibus, exosporio saturate brunneo.

Hab. inter Muscos, ad terram et muros Galliæ !, Helvetiæ (Nægeli !, Hepp !), Tyrolis (herb. Grunow !) et Americæ borealis (Wolle !).

Les spores de cette espèce naissent dans les filaments âgés; elles se développent comme celles du *Scytonema rivulare* (Borzi, *loc. cit.*, p. 370).

20. **S. velutinum** Rabenhorst

Deutschlands Kryptogamen Flora, p. 86, **1847**; *Flora europ. Algar.*, p. 261; — (non Wallroth).

SYMPHYOSIPHON VELUTINUS Kützing, *Phycologia general.*, p. 219, **1843**; e specim. auth. in herb. Lenormand !.

SYMPHYOSIPHON VAPORARIUS Nægeli in Kützing, *Species Algar.*, p. 323, **1849**; *Tabulæ phycologicæ*, II, p. 12, tab. 42, fig. III; e specim. auth. in herb. Grunow !.

SCYTONEMA VAPORARIUS Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 263, **1865**.

SCYTONEMA INCRUSTANS var. FUSCUM Rabenhorst, *Algen*, n° 670 !; *Flora europ. Algar.*, II, p. 264, **1865**.

SCYTONEMA INCRUSTANS forma b. CRASSIOR Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 264, **1865**.

SCYTONEMA MUSCOSUM Bornet et Thuret, *Notes algologiques*, p. 152, **1880**.

Strato pulvinato tomentoso, longe lateque expanso, 3-5 millim. alto, nigro-fuscescente; filis 12-30 μ crassis, in fasciculos verticales ad medium usque dense coalitis, apice leniter incrassatis; pseudo-ramis adscendentibus aggregatis; vaginis mucosis luteo-fuscis, lamellosis, superne ocreatis, lamellis divergentibus, ambitu irregulari; trichomatibus 9-15 μ crassis, aerugineis; articulis torulosis, diametro brevioribus; heterocystis compressis (v. s.).

Hab. ad terram humidam, præcipue thermarum, Galliæ austro-occidentalis (Durieu !), Germaniæ (Rabenhorst's Algen !) et Italiæ (Nægeli !, Meneghini !).

21. **S. involvens** Rabenhorst

Flora europ. Algar., II, p. 262; **1865**; *Algen*, n° 521 !; — Bornet et Thuret, *Notes algologiques*, p. 152.

SYMPHYOSIPHON INVOLVENS Al. Braun, in *Hedwigia*, I, p. 105, **1856**, e specim. auth !.

Strato compacto, crasso, spongioso-gelatinoso, sordide aerugineo, intus fusco; filis dense intricatis in fasciculos coa-

litis, 2-3 millim. longis, 15-30 μ crassis; pseudo-ramis erectis adpressis; vaginis gelatinosis lamellosis, lamellis dilatatis, stratis internis luteo-fuscis, externis pallescentibus hyalinis, ambitu irregulariter intumescentibus; trichomatibus 6-12 μ crassis, æruginosis; heterocystis subglobosis vel oblongis, carneo-lutescentibus (v. s.).

Hab. in stagnis plantas aquaticas involvens in Germania (Al. Braun!) et Australia (herb. Grunow!).

22. S. crassum Nægeli

in Kützing, *Species Algar.*, p. 894, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 7, tab. 26, fig. IV; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 249; *Algen*, n° 1843!; *Hedwigia*, V, p. 58.

Scytonema Bangii Kützing, in *Actien*, 1836!; (non *Species Algar.*, p. 324).

Strato pulvinato expanso, spongioso-tomentoso, nigro-virescente; filis basi contortis, flexuosis, erectis, millim. longis, 27-45 μ crassis; pseudo-ramis erecto-adpressis; vaginis ocreatis, multipliciter lamellosis, lamellis dilatatis; stratis internis luteis, mediis fuscis, exterioribus pallidioribus; trichomatibus 9-15 μ crassis, viridi-fuscescentibus; articulis subquadratis aut oblongis; heterocystis fuscis, subquadratis aut globosis (v. v.).

Hab. ad terram, rupes et Muscos Galliæ!, Helvetiæ (Al. Braun!), Italiæ (Meneghini!) et Ceylonæ (Grunow!).

23. S. densum Bornet

in Bornet et Thuret, *Notes algologiques*, p. 152, 1880.

Arthrosiphon densus Ak. Braun in Kützing, *Species Algar.*, p. 894, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 8, tab. 28, fig. II; e specim. auth. in herb. Thuret!; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 266.

Strato dense pulvinato fusco-nigrescente; filis intricatis millim. longis, 24-40 μ crassis; pseudo-ramis erecto-adpressis; vaginis luteo-fuscis, gelatinosis, confuse lamellosis, junioribus pallide luteis; trichomatibus 6-12 μ crassis, viridibus; heterocystis subquadratis (v. s.).

Hab. ad rupes madidas Helvetiæ (Al. Braun!) et Austriæ (Heufler in herb. Grunow!).

24. S. alatum Borzi

Morfologia e biologia delle Alghe ficocromacee, in *N. Giornale bot. ital.*, XI, p. 373, 1879; — Bornet et Thuret, *Notes algologiques*, p. 152.

PETALONEMA ALATUM Berkeley, *Gleanings of British Algæ*, p. 23, tab. 7, fig. II, 1833; — Hassall, *British fresh-water Algæ*, p. 238; — Harvey, *Nereis Boreali-Americana*, III, p. 99, tab. 48, A; — Cooke, *British fresh-water Algæ*, p. 267, tab. 107, fig. I.

ARTHROSIPHON GREVILLEI Kützing, *Phycologia germanica*, p. 177, 1845; *Diagnosen und Bemerkungen zu neuen oder kritischen Algen*, in *Botan. Zeitung*, V, p. 197; *Species Algar.*, p. 311; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 8, tab. 28, fig. I; — Fischer, *Beiträge zur Kenntniss der Nostocaceen*, p. 21 et fig. X; — Brügger, *Bündner Algen*, p. 265; — Rabenhorst, *Algen*, nos 553, 1098 et 1709!.

ARTHROSIPHON ALATUS Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 265, 1865.

ARTHROSIPHON DENSUS, *Erbario crittog. ital.*, ser. II, n° (1251)!; — (non Kützing).

ARTHROSIPHON ALATUS var. PLICATULUS Rabenhorst, *Algen*, n° 2183!.

Strato cæspitoso mucoso, nigro-fuscescente; filis flexuosis erectis vel adpressis, 4-8 millim. longis, 24-66 μ crassis; pseudo-ramis brevibus patentibus, ambitu irregulari; vaginis multipliciter lamellosis ocreatis, lamellis maxime dilatatis, stratis internis luteo-fuscis ad heterocystas contractis, exterioribus hyalinis, superficie lævissimis; trichomatibus ærugineo-viridibus; articulis 9-15 μ crassis, diametro brevioribus; heterocystis fuscis, globosis (v. v.).

Hab. ad rupes aqua dulci semper irroratas, sub molendinis et cataractis, necnon in palùdibus inundatis, aliis speciebus sæpius immixtum, per Angliam (Berkeley!), Galliam occidentalem et meridionalem!, Helvetiam (Al. Braun!), Italiam (Erbar. crittog. ital.!) et Americam fœderatam (Wolle!).

SPECIES INQUIRENDÆ

Scytonema ærugineo-cinereum Kützing, *Phycologia generalis*, p. 214, 1843; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 5, tab. 16, fig. III.

adnatum Montagne, *Cryptogamia Guyanensis*, p. 23, in *Ann. des sc. nat.*, 3e sér., Bot., XIV, p. 305, 1850.

allochroum Kützing, *Phycolog. general.*, p. 214, 1843; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 5, tab. 17, fig. IV; — (non Mougeot et Nestler).

allochroum β. **Meneghinianum** Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 256, 1865.

asperum Cesati in *Hedwigia*, I, p. 47, 1854.

Scytonema **aureum** Meneghini in Kützing, *Species Algar.*, p. 306, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 6, tab. 21, fig. IV.

— **Austini** Wood, *Contribution to the History of the fresh-water Algæ of North-America*, in *Smithsonian Contributions to Knowledge*, p. 58, 1872.

— **badium** Wolle in *Bulletin of Torrey Club*, p. 184, 1877.

— **Brandegei** Wolle in *Bulletin of Torrey Club*, p. 184, 1877.

— **cæspitulum** Kützing sec. Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamenflora*, p. 86, 1847.

— **chthonoplastes** Liebman, *Flora danica*, tab. 2398, fig. II, 1843.

— **cinereum** Meneghini c. ærugineo-cæruleum Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 248, 1865.

— **coalitum** Nægeli in Kützing, *Species Algar.*, p. 308, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 7, tab. 24, fig. II.

— **collinum** Kützing, *Species Algar.*, p. 305, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 6, tab. 20, fig. II.

— **Contarenii** Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamenflora*, p. 86, 1847.

— **cyaneum** Meneghini in Kützing, *Bot. Zeitung*, 1845, III, p. 765; *Species Algar.* p. 310.

— **dentatum** Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamenflora*, p. 86, 1847.

— **dubium** Wood, *Contribution to the History of the fresh-water Algæ of North-America*, in *Smithsonian Contributions to Knowledge*, p. 63, 1872.

— **elegans** Kützing, *Species Algar.*, p. 304, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 5, tab. 17, fig. III.

— **elegans** forma... Reinsch, *Contributiones ad floram Algarum aquæ dulcis promontorii Bonæ Spei*, in *Journal of the Linnean Society*, XVI, p. 236, 1877.

fecunda Zopf, *zur Morphologie der Spaltpflanzen*, p. 53, tab. 7, fig. X-XIII, 1882.

— **furcatum** Meneghini in Trevisan, *Prospetto della flora Euganea*, p. 55, 1842; *Bot. Zeitung*, I, p. 234.

— **gracile** Kützing var. **tolypotrichoides** Wittrock in Wolle, *Bulletin of Torrey Club*, VIII, p. 38, 1881.

— **granulatum** Martens in Kurz, *A fourth List of Bengal Algæ (Proceedings of Asiatic Society of Bengal*, p. 172, 1870).

— ? **Gunneræ** Reinke sec. Kny, in *Botan. Zeitung*, XXXI, p. 142, 1873.

— **hirtulus** Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 265, 1865.

— **Hofmanni** b. **dentatum** Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 260, 1865.

— **immersum** Wood, *Contribution to the History of the fresh-water Algæ of North-America*, in *Smithsonian Contributions to Knowledge*, p. 59, 1872.

— **incrustans** forma c. **bryophila** Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 264, 1865.

— **intertextum** Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 263, 1865.

— **leucocephalum** Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 260, 1865.

— **lignicola** Kützing sec. Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 258, 1865.

— **Meneghinianum** Kützing, *Species Algar.*, p. 304, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 5, tab. 18, fig. I.

— **minutum** var. **ocellatum** Agardh sec. Biasoletto, *Relazione del Viaggio del re Federico-Augusto nell Istria*, &c., p. 257, 1841.

— **Myochrous** Agardh d. **coalitum** Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 254, 1865.

— **naiadeum** Kützing, *Phycologia generalis*, p. 216, 1343; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 6, tab. 23, fig. III.

— **natans** Cooke, *British fresh-water Algæ*, p. 265, tab. 105, fig. II, 1884; non Brébisson.

Scytonema nigrescens Kützing, *Species Algar.*, p. 303, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 5, tab. 16, fig. II.

— olivaceum Zeller in Kurz, *Algæ collected in Arracan (Journal of Asiatic Society of Bengal*, XLII, pars II, p. 183, 1873); *Hedwigia*, XII, p. 173.

— Parlatorii Fiorini-Mazzanti, in *Flora*, XXII, p. 365, 1864.

— parvulum Zeller in Kurz, *Algæ collected in Arracan (Journal of Asiatic Society of Bengal*, XLII, pars II, p. 183, 1873); *Hedwigia*, XII, p. 173.

— polymorphum Nægeli sec. Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 257, 1865.

— pulvinatum Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamenflora*, p. 86, 1847.

— Rhizophoræ Zeller in Kurz, *Algæ collected in Arracan (Journal of Asiatic Society of Bengal*, XLII, pars II, p. 183, 1873); *Hedwigia*, XII, p. 173.

— rubicundum Itzigsohn, *Phykologische Studien*, in *Nova Acta Academ. Leopoldo-Carolin.*, XXVI, pars I, p. 155, tab. 10, 1855.

— rubrum Montagne, *Première Centurie de plantes cellulaires exotiques (Ann. des sc. nat.*, 2e sér., Bot., VIII, p. 349, 1837).

— simplex Wood, *Contribution to the History of the fresh-water Algæ of North-America*, in *Smithsonian Contributions to Knowledge*, p. 57; 1872.

— Soverbyanum Agardh, *Systema Algar.*, p. 41, 1824.

— subelavatum Zeller in Kurz, *Algæ collected in Arracan (Journal of Asiatic Society of Bengal*, XLII, pars II, p. 183, 1873); *Hedwigia*, XII, p. 173.

— thermale β. decumbens Kützing, *Phycologia generalis*, p. 215, 1843; *Spec. Algar.*, p. 304.

— thermale b. chloroides Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 250, 1865.

— thermale d. rhæticum Brügger, in *Hedwigia*, II, p. 182, 1863.

— truncicola Rabenhorst b. saxicola Grunow, in Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 257, 1865.

— turicense β. rigidum Kützing, *Species Algar.*, p. 306, 1849.

— ? velleum Agardh, *Systema Algar.*, p. 38, 1824.

— velutinum Kützing var. Meneghinianum Hauffer, *Enumeratio cryptogamarum Italiæ, venetæ (Acta cesareo-regiæ Societ. zoolog. botan.*, XXI, p. 92, 1871).

— Vieillardi Martens in Kurz, *Algæ collected in Arracan (Journal of Asiatic Society of Bengal*, XLII, pars II, p. 182, 1873); *Hedwigia*, XII, p. 173.

— violascens Zeller in Kurz, *Algæ collected in Arracan (Journal of Asiatic Society of Bengal*, XLII, pars II, p. 183, 1873); *Hedwigia*, XII, p. 173.

SPECIES EXCLUDENDÆ

Scytonema ærugineum Lespinasse, *Algues du Sud-Ouest (Actes de la Soc. linnéenne de Bordeaux*, 1883) = *Tolypothrix lanata* Wartmann.

— *arenarium* Berkeley, in *Annals of Natural History*, III, p. 327, 1839 = Algæ variæ permixtæ.

— *atrovirens* Agardh, *Dispositio Algar. Sueciæ*, p. 39, 1812 = *Ephebe pubescens* Fr.

— *atrovirens* β. *ocellata* Agardh, *Dispositio Agar. Sueciæ*, p. 39, 1812 = *Stigonema ocellatum* Thuret.

— *Bangii* Lyngbye, *Hydrophytologia danica*, p. 98, tab. 28, fig. *c*, 1819 = *Microcoleus Friesii* Thuret.

Scytonema byssoideum Berkeley, *Gleanings of British Algæ*, p. 47, tab. 19, fig. I, 1833 = *Hassallia byssoidea* Hassall.

— *Callitrichæ* Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 260, 1865 = *Tolypothrix tenuis* Kützing.

— *Castellii* Massalongo in Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 261, 1865 = *Calothrix Castellii* nob.

— *chloroides* Kützing, *Species Algar.*, p. 304, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 5, tab. 18, fig. IV = *Tolypothrix* (an *distorta*?).

— *cinereum* Meneghini d. *pulverulentum* Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 248, 1865 = *Dichothrix compacta* nob.

— *cirrhosum* Carmichael in Hooker's *British Flora*, II, p. 366, 1833 = *Desmonema Wrangelii* nob.

— *comoides* Agardh, *Synopsis Algar. Scandinaviæ*, p. 112, 1817 = *Bacillariaceæ* sp.

— *compactum* Agardh, *Dispositio Algar. Sueciæ*, p. 39, 1812 = *Dichothrix compacta* nob.

— *compactum* Harvey in Hooker's *British Flora*, II, p. 364, 1833 = *Stigonema*.

— *decumbens* Rabenhorst, *Algen*, n° 249, 1852 = *Stigonema hormoides* nob.

— *Dictyonema* Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 264, 1865 = *Lichen* sp.

— *flexuosum*, *Erbario crittogamico ital.*, n° 482, 1860 = *Lichen* sp.

— *Friesii* Montagne, *Notice sur les pl. cryptogames récemment découvertes en France* (*Ann. des sc. nat.*, 2e sér., Bot., VI, p. 327, 1836) = *Microcoleus Friesii* Thuret.

— *fulvum* Zeller in Kurz, *Algæ collected in Arracan* (*Journal of Asiatic Society of Bengal*, XLII, pars II, p. 175, 1873) = *Lyngbya* (*L. Perrotteti* proxima).

— *fuscum* Zeller in Kurz, *Algæ collected in Arracan* (*Journ. of Asiatic Society of Bengal*, XLII, pars II, p. 182, 1873) = *Lyngbya* (*L. Perrotteti* proxima).

— *gallicum* Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 262, 1865 = *Calothrix pulvinata* Agardh.

— *gracile* Kützing, *Diagnosen und Bemerkungen zu neuen Algenspecies*, in *Bot. Zeitung*, V, p. 195, 1847; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 6, tab. 21, fig. II = *Tolypothrix distorta* Kützing.

— *Hegetschweileri* Itzigsohn, in *Hedwigia*, II, p. 4, 1858 = *Lichen* sp.

— *Heppii* Rabenhorst, *Algen*, n° 610, 1857 = *Lichen* sp

— *hormoides* Kützing, *Phycolog. generalis*, p. 215, 1843 = *Stigonema* sp.

— *hydnoides* Carmichael in Hooker's *British Flora*, II, p. 157, 1833 = *Symploca* sp.

— *incrustans* Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamenflora*, p. 85, 1847 (non Kützing) = *Lichen* sp.

— *interruptum* Cooke, *British fresh-water Algæ*, p. 266, tab. 106, fig. II, 1884 = *Lichen* sp.

— *intestinalis* β. *Cornucopiæ* Lyngbye, *Hydrophytologia danica*, p. 67, 1819 = *Enteromorpha Cornucopiæ* Carmichael.

— *melanopleuron* Meneghini in Kützing, *Species Algar.*, p. 303, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 5, tab. 17, fig. II = *Calothrix* sp.

— *minutum* Agardh, *Synopsis Algar. Scandinaviæ*, p. 117, 1817 (non Brébisson et Godey) = *Stigonema minutum* Hassall.

— *Myochrous* Rabenhorst, *Algen*, n° 426, 1855 = *Stigonema*.

— *Myochrous* var. *ocellatum* Agardh, *Dispositio Algar. Sueciæ*, p. 38, 1812 = *Stigonema ocellatum* Thuret.

— *Myochrous* b. *decumbens* Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 255, 1865 = *Stigonema hormoides* nob.

— *Nægelii* Kützing sec. Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 252, 1865 = *Tolypothrix penicillata* Thuret.

— *natans* Brébisson in Kützing, *Species Algar.*, p. 306, 1849; *Tabulæ phy-*

oologic., II, p. 6, tab. 22, fig. 1 = *Plectonema mirabile* Thuret.

Scytonema Notarisii Meneghini in Kützing, *Species Algar.*, p. 307, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 7, tab. 27, fig. 1 = *Lyngbya Perrotteti* Bornet.

— *ocellatum* Mougeot et Nestler, *Stirpes Vogeso-rhenanæ*, n° 691, 1820; Harvey in Hooker's *British Flora*, II, p. 354 = *Stigonema ocellatum* Thuret.

— *panniforme* Agardh, *Synopsis Algar. Scandinaviæ*, p. 116, 1817 = *Stigonema panniforme* nob.

— *pannosum* Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 260, 1865 = *Calothrix pulvinata* Agardh.

— *Peguanum* Martens, *List of Algæ collected by Kurz in Burma (Proceedings of Asiatic Society of Bengal*, p. 462, 1871); in Rabenhorst, *Algen*, n° 2341 = *Lyngbya* (*L. Perrotteti* proxima).

— *penicillatum* Agardh, *Synopsis Algar. Scandinaviæ*, p. 116, 1817 = *Tolypothrix penicillata* Thuret.

— *penicillatum* Kützing, in *Actien*, 1836 = *Desmonema Wrangelii* nob.

— *Perrotteti* Montagne, *Syllogę generum*, etc., p. 466, 1856 = *Lyngbya Perrotteti* Bornet.

— *phormidioides* Bulnheim et Rabenhorst in Rabenhorst, *Algen*, n° 532, 1856 = *Microcoleus* sp.

— *pulverulentum* Agardh, *Systema Algar.*, p. 40, 1824 = *Dichothrix compacta* nob.

— (?) *repens* Agardh, *Systema Algar.*, p. 38, 1824 = *Ulothrix* sp.

— *salinum* Kützing, *Algæ aq. dulc. Dec.* XIV, n° 136, 1836; *Actien*, 1836 = *Calothrix parietina* Thuret.

— *sanguineum* Cesati in Rabenhorst, *Algen*, n° 533, 1856 = *Lyngbya Perrotteti* Bornet.

— *stygium* Heufler, *Drei neue Algen*, p. 6, tab. 2; in *Verhandl. des zoologisch-botanischen Vereines zu Wien*, 1852 = *Cystocoleus ebeneus* Thwaites.

— *submarinum* Crouan in Mazé et Schramm, *Essai de classification des Algues de la Guadeloupe*, p. 33, 1870-77 = *Calothrix pilosa* Harvey.

— *thelephoroides* Montagne in *Ann. des sc. nat.*, 2e sér., Bot., XII, p. 45, 1839 = *Microcoleus* sp.

— *truncicola* Rabenhorst, *Algen*, n° 352, 1854; *Flora*, XII, p. 335 = *Hassallia byssoidea* Hassall.

— *tyricense* Nægeli in Kützing, *Species Algar.*, p. 306, 1849; — Rabenhorst, *Algen*, n° 290 = *Tolypothrix penicillata* Thuret.

— *variegatum* *Floræ danica*, tab. 2315, 1840; Liebman, *Bemærkinger og Tillæg til den danske Algeflora*, in *Kröyers Tidskrift*, II, p. 488, tab. 6, fig. III = *Stigonema ocellatum* Thuret.

— *varium* β. *Schomburkii* Kützing sec. Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 281, 1865 = *Calothrix crustacea* Thuret.

— *varium* Martens in Rabenhorst, *Algen*, n° 2340, 1875 = *Lyngbya* (*L. Perrotteti* proxima).

— *velutinum* Wallroth, *Flora germanica*, IV, p. 56, n° 1239, 1833 = *Stigonema* sp.

— *Wimmeri* Hilse in Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 263, 1865 = *Tolypothrix lanata* Wartmann.

Amphyosiphon Bangii Kützing, *Phycologia generalis*, p. 218, 1843 = *Microcoleus Friesii* Thuret.

— *Castellii* Massalongo in *Flora*, XIII, p. 243, tab. III, 1855; Rabenhorst, *Algen*, n° 589 = *Calothrix Castellii* Thuret.

— *gallicus* Kützing, *Species Algar.*, p. 322, 1849; *Tabulæ phycologic.*, II, p. 12, tab. 41, fig. II = *Calothrix pulvinata* Agardh.

Symphyosiphon intertextus Hilse in Rabenhorst, *Algen*, n° 1177, 1861 = *Dichothrix Orsiniana* nob.

— *Hegetschweileri* Nægeli in Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 279, 1865 = *Ephebella Hegetschweileri* Itzigsohn.

— *Lenormandiana* Crouan, *Florule du Finistère*, p. 115, 1867 = *Microcoleus* sp.

— *minor* Hilse in Rabenhorst, *Algen*, n° 1776, 1875 = *Hydrocoryne spongiosa* Schwabe.

— *plicatus* Kützing, *Diagnosen und Bemerkungen zu neuen Algenspecies*, in *Botan. Zeitung*, V, p. 197, 1847 = *Symploca Ralfsiana* Kützing.

— *pulvinatus* Kützing, *Phycologia generalis*, p. 218, 1843; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 12, tab. 41, fig. IV; — Jürgens, *Alg. aquat. Dec.* IV, n° 5 = *Calothrix pulvinata* Agardh.

— *thelephoroide* : Montagne in Kützing, *Species Algar.*, p. 309, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 13, tab. 44, fig. III = *Microcoleus* sp.

— *Wimmeri* Hilse in Rabenhorst, *Algen*, n° 1775, 1865; *Hedwigia*, IV, p. 57 et 167 = *Tolypothrix lanata* Wartmann.

XVIII. — Hassallia Berkeley

in Hassall, *History of the British fresh-water Algæ*, I, p. 231, 1845; pro parte.

Scytonema, *Sirosiphon*, *Hapalosiphon*, *Tolypothrix* spec.

Fila fragilia pseudo-ramosa; pseudo-rami solitarii, eruptione laterali trichomatis formati, sub heterocysta ipsa, rarius inter heterocystas, egredientes. Vagina tenuis, sicca, fragilis. Algæ crustaceo-tomentosæ, minutæ. Plantæ terrestres.

Le genre *Hassallia* Berkeley fait double emploi avec deux genres antérieurement publiés : *Sirosiphon* Kützing et *Stigonema* Agardh; aussi n'a-t-il pas été admis. Nous le reprenons, non pas sous sa forme primitive, mais en le limitant à une seule des espèces que Hassall lui avait attribuées, le *Hassallia byssoidea*. Nous trouvons à cette restitution le double avantage d'éviter la création d'un nom nouveau, et celui de conserver dans l'usage courant une dénomination qui rappelle l'auteur d'un livre classique sur les Algues d'eau douce.

Les *Hassallia* ont la même ramification que les *Tolypothrix*, mais leur port et leur station sont tout différents.

SPECIERUM CLAVIS ANALYTICA.

Minor, in rupibus cretaceis immersa. Fila 5-7 μ crassa..... 1. *H. Bouteillei.*

Cæspitoso-tomentosa ad cortices et rupes expansa.

Fila 10-15 μ crassa..... 2. *H. byssoidea.*

1. H. Bouteillei.

SIROSIPHON BOUTELLEI Brébisson et Desmazières, *Pl. cryptog. de France*, sér. II, n° 140, 1854!; Desmazières, *Vingt-troisième notice sur les plantes cryptog. de France* (*Ann. des sc. nat.*, 4e série, Bot., IV, p. 124); — Mougeot et Nestler, *Stirpes crypt. Vogeso-rhenanæ*, n° 1368!; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 285.

HAPALOSIPHON BOUTEILLEI Borzi, *Morfologia*, etc., in *N. Giornale bot. ital.*, XI, p. 384, 1879.

Strato cæspitoso immerso orbiculari, atro-fusco, usque ad 2 millimetr. lato; filis 1 decimillimetr. longis, 5-7 μ crassis, pseudo-ramosis; pseudo-ramis facillime deciduis; vaginis arctis, tenuissimis, aureo-fuscis vel hyalinis, fragillimis, tubulosis continuis; trichomatibus 4-5 μ crassis, torulosis, olivaceis; articulis diametro paulo brevioribus; heterocystis basilaribus solitariis aureis (v. v.).

Hab. in rupibus verticalibus cretaceis Galliæ septentrionalis apud Magny-en-Vexin (Bouteille!), Beauvais!, Blainville-Crevon prope Rouen (Gomont!).

C'est à tort, croyons-nous, que cette espèce a été placée par M. Borzi dans le genre *Hapalosiphon*. Nous n'avons jamais rencontré les articles divisés longitudinalement, caractéristiques des Sirosiphoniacées. Les cellules sont uniformément simples et les filaments se ramifient comme ceux des *Tolypothrix*. La gaine est très fragile, de sorte que les faux rameaux se séparent aisément les uns des autres.

2. H. byssoidea Hassall

British fresh-water Algæ, I, p. 233, tab. 67, fig. 5, 1845.

SCYTONEMA BYSSOIDEUM Berkeley, *Gleanings of British Algæ*, p. 47, 1833; e specim. auth. in herb. Mus. Par.! (herb. Montagne); — (non Agardh).

SCYTONEMA TRUNCICOLA Rabenhorst, *Algen*, n° 352!; *Hedwigia*, 4, p. 57, 1854; *Flora europ. Algar.*, II, p. 257.

TOLYPOTHRIX TRUNCICOLA Thuret, *Essai de classification des Nostochinées* (*Ann. des sc. nat.*, 6e série, Bot., I, p. 380, 1875); — Borzi, *Morfologia*, etc., in *N. Giornale bot. ital.*, XI, p. 372.

HAPALOSIPHON BYSSOIDEUS Kirchner, *Kryptogamenflora von Schlesien*, p. 231, 1878; — Cooke, *British fresh-water Algæ*, p. 274, tab. 111, fig. V.

Strato pulvinato-tomentoso, fuscescente nigro; filis 1 mil-

limetr. altis, 10-15 μ crassis, irregulariter pseudo-ramosis; pseudo-ramis brevibus erecto-patentibus; vaginis arctis, tenuibus, aureis vel fuscis, fragillimis, tubulosis, continuis, interdum subocreatis; trichomatibus 9-11 μ crassis, torulosis, olivaceis; articulis diametro duplo vel triplo brevioribus; heterocystis basilaribus 1, rarius 2 (v. v.).

Forma α. **lignicola**.

Hab. ad truncos et ligna per Angliam (Berkeley!), Galliam, præcipue meridionalem!, Helvetiam (Hepp!), Italiam!, Rhetiam (Hausmann!), Americam fœderatam (Ravenel!) et in insula Borneo (Léveillé in herb. Mus. Par.!).

Forma β. **saxicola** Grunow!.

Filis 14-18 μ crassis; vaginis sæpe striato-corrugatis, trichomatibus 12 μ crassis.

Hab. ad terram et rupes verticales Galliæ meridionalis! et Austriæ (Hausmann!).

D'après un échantillon authentique que nous devons à l'obligeance de M. Farlow, le *Sirosiphon scytonematoides* Wood, *Prodromus of a Study of the fresh-water Algæ of eastern North-America* (*Proceedings of American Philos. Soc.*, 1869, vol. XI, p. 134), paraît être le *Hassallia byssoidea* envahi par les hyphes d'un Lichen. En tout cas, ce n'est plus une Algue pure, comme on peut déjà le soupçonner en examinant la figure que l'auteur a donnée dans son ouvrage intitulé : *A Contribution to the History of the fresh-water Algæ of North-America*, tab. IX, fig. 1.

SPECIES INQUIRENDA

Hassallia (?) **limbata** Hassall, *History of the British fresh-water Algæ*, p. 234, tab. 67, fig. 6, 1845.

SPECIES EXCLUDENDÆ

Hassallia compacta Hassall, *History of the British fresh-water Algæ*, p. 232, tab. 68, fig. III = *Stigonema* sp.

— *ocellata* Hassall, *Hist. of the Brit. fresh-water Algæ*, p. 231, tab. 67, fig. I-II = *Stigonema ocellatum* Thuret.

— *turfosa* Hassall, *Hist. of the Brit. fresh-water Algæ*, p. 232 = *Stigonema turfaceum* Cooke.

XIX. — Tolypothrix Kützing

Physiologia generalis, p. 227, 1843.

Conferva, *Oscillatoria*, *Scytonema*, *Calothrix*, *Sclerothrix*, *Hypheothrix*, *Lyngbya* spec.

Fila pseudo-ramosa; pseudo-rami solitarii eruptione lateralí trichomatis formati, sub heterocysta ipsa, interdum, sed rarius, ad medium inter heterocystas egredientes. Cæspites pulvinati vel floccosi. Plantæ aquæ dulcis. Sporæ (ubi cognitæ) sphæricæ, ovatæ vel ellipticæ, absque ordine interjectæ, sæpe multiseriatæ, exosporio lævi et tenui (secundum Borzi).

Les spores ont été découvertes par M. Borzi dans plusieurs espèces de ce genre. Elles se forment à l'approche de l'hiver et germent au printemps, de la même manière que les spores de *Nostoc*.

SPECIERUM CLAVIS ANALYTICA

A. Vaginæ tenues.

† Cæspitosæ, sæpius natantes, pseudo-ramis patentibus; vaginæ ad basim ramorum sæpe inflatæ; heterocystæ sæpe ad basim pluriniæ. Plantæ in aquis tranquillis crescentes.

Fila 10-15 μ crassa; articuli breves, juniores doliiformes..... 1. *T. distorta*.

Fila 9-12,5 μ crassa; articuli diametro æquales vel longiores..... 2. *T. lanata*.

Fila 8 usque ad 10 μ crassa; articuli diametro æquales vel longiores.... 3. *T. tenuis*.

†† Cæspitosæ, penicillatæ, regulariter pseudo-ramosæ, pseudo-ramis erectis.

Fila 15 μ crassa. Plantæ in aquis rapide fluentibus crescentes..... 4. *T. penicillata*.

B. Vaginæ paries et trichoma fere æquicrassi.

Fila libera, 12-15 μ crassa; vagina mucosa superficie granulosa..... 5. *T. limbata*.

Fila in stratum gelatinosum crustaceum irregulariter dense intricata, 14-18 μ crassa.. 6. *T. conglutinata*.

T. **distorta** Kützing

Phycologia generalis, p. 228, 1843; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 10, tab. 33, fig. V; *Species Algar.*, p. 314, e specim. authent. in herb. Mus. Par.!; — Hassall, *History of the British fresh-water Algæ*, I, p. 240, tab. 69, fig. 4; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 275; — Olney, *Algæ Rhodiaceæ*, n° 111; — Wittrock et Nordstedt, *Algæ exsicc.*, n° 185!; — Kirchner, *Kryptogamenflora von Schlesien*, Algen, p. 228; — Borzi, *Morfologia* etc., in *N. Giornale bot. ital.*, XI, p. 372.

Conferva distorta, *Flora danica*, tab. 820, 1780; — Dillwyn, *British Conferv.*, p. 40, tab. 22; — *English Botany*, tab. 2577.

Oscillatoria distorta Agardh, *Dispositio Algar. Sueciæ*, p. 37, 1812; *Synopsis Algar. Scandinaviæ*, p. 112; Lyngbye, *Hydrophytologia danica*, p. 90; e specim. authent. in herb. Thuret! (pro parte); — (non Agardh, Hofman-Bang, Hornemann, Areschoug in herb. Thuret).

Calothrix distorta Harvey in Hooker's *British Flora*, II, p. 369, 1883; *Manual of the British Algæ*, p. 158; — Kützing, *Algar. aq. dulc. Dec.* XI, n° 110!; — Rabenhorst, *Deutschlands Flora*, p. 84; — J. D. Hooker, *Cryptogamic Botany of Antartic Voyage*, p. 191; — (non Chauvin; non Areschoug).

Tolypothrix nigolor Kützing, *Species Algar.*, p. 314, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 10, tab. 33, fig. IV; — Rabenhorst, *Algen*, n° 590!; — *Erbario crittogam. ital.*, ser. II, n° 1249!.

Tolypothrix lanata Kützing, *Species Algar.*, p. 314, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 9, tab. 33, fig. II? — Kirchner, *Kryptogamenflora von Schlesien*, Algen, p. 228 (synonym. dubium); — (non Wartmann).

Scytonema gracile Kützing, *Tabulæ phycolog.*, II, p. 6, tab. 21, fig. II, 1852, non Kützing, *Bot. Zeit.*, V; (nec Rabenhorst, *Algen*, n° 117, 977, 1842, 2359).

Tolypothrix pulchra Rabenhorst, *Algen*, n° 1779!, 1865; — Crouan, *Florule du Finistère*, p. 118 (synonym. dubium); — (non Kützing, nec Rabenhorst, *Algen*, n° 191).

Cæspitoso-floccosa vel in stratum pulvinatum extensa, æruginea vel fuscescente; filis 1-8 centimetr. longis, 10-15 μ crassis, repetite pseudo-ramosis; pseudo-ramis erecto-patentibus, flexuoso-curvatis; vaginis membranaceis tenuibus, passim ad basim ramorum inflatis, hyalinis, rarius luteo-fuscis; trichomatibus 9-12 μ crassis, interdum torulosis, ærugineis; articulis diametro æqualibus vel dimidio brevioribus; heterocystis solitariis, rarius binis vel ternis (v. v.).

Hab. ad plantas et lapides affixa vel natans in stagnis et paludibus, necnon in rivulis tranquillis Sueciæ (Nordstedt!), Daniæ (Lyngbye!), Galliæ!, Germaniæ (Al. Braun!), Austriæ (herb. Grunow!).

Cette espèce et les deux suivantes ont été décrites sous beaucoup de noms, d'après des différences d'aspect, de couleur et de port qui nous paraissent dépendre seulement de l'âge ou des conditions dans lesquelles

les plantes se sont développées. Dans un même lieu ces plantes peuvent se présenter sous des apparences très diverses. Jeunes, elles forment de petites touffes ou des gazons délicats d'un beau vert brillant; en grandissant, elles se colorent en brun; souvent elles se détachent de leur support et flottent en masses globuleuses (*Tolyp. ægagropila, pulchra*). Dans les eaux calcaires, les touffes sont plus ou moins encroûtées; enfin on les rencontre parfois, sur des rochers ou sur les fonds sablonneux de mares qui assèchent, en plaques d'un brun noir tout à fait semblables à celles des *Scytonema*. Quand elles sont vieilles, que toute la partie périphérique des touffes a disparu, elles persistent assez souvent sous forme de coussinets d'un vert sale et grisâtre.

La ressemblance est très grande entre les trois espèces que nous décrivons sous les noms de *T. distorta, lanata* et *tenuis;* aussi ont-elles été fréquemment confondues. Nous croyons pourtant qu'elles sont distinctes. Les spores fourniront des caractères précieux pour la délimitation des espèces, lorsqu'elles seront rattachées à des formes bien déterminées. M. Borzi, qui est le seul à les avoir vues jusqu'à présent, n'a malheureusement pas donné, sur les formes qu'il a étudiées, des renseignements assez détaillés pour que nous puissions les rapporter à nos diagnoses spécifiques. Notre embarras à cet égard est d'autant plus grand que, parmi les noms d'espèces qu'il cite comme distinctes et qui, sans doute, le sont en réalité, plusieurs nous ont paru être de simples synonymes. Nous ne savons pas, par exemple, ce qu'est l'espèce qu'il nomme *Tolypothrix Wartmanniana*, dont les spores sont elliptiques, tandis qu'elles sont globuleuses dans le *T. tenuis*. Le type que nous avons examiné, ainsi que la description donnée par Rabenhorst, montrent que cette prétendue espèce ne diffère du *T. tenuis* que par ses touffes en pulvinules denses, caractère qui se rencontre aussi dans cette dernière plante. Nous ignorons de même quelles différences séparent les *Tolypothrix ægagropila, coactilis* et *flaccida* mentionnés par M. Borzi.

2. T. lanata Wartmann

in Rabenhorst, *Algen*, n° 768!, 1858; *Flora europ. Algarum*, II, p. 277; (non Kützing).

Trichophorus lanatus Desvaux, *Journal de Botanique*, II, p. 309, 1809; sec. Agardh, *Systema Algar.*, p. 72.

Conferva distorta Jürgens, *Algæ aquaticæ Dec.* XI, n° 5, 1822!; — (non *Flora danica*).

Calothrix distorta β. flaccida Agardh, *Systema Algar.*, p. 72, 1824; e specim. authent. in herb. Thuret!.

Calothrix lanata Agardh, *Systema Algar.*, p. 72, 1824!; e specim. authent. in herb. Mus. Par.!; — *Flora danica*, tab. 2399!; — Brébisson, *Algues des environs de Falaise*, p. 25; — Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamenflora*, p. 84; — (non Kützing).

Oscillatoria distorta Agardh, *Systema Algar.*, p. 72 (synonym.), 1824; e specim.

auth. in herb. Thuret! (pro parte); — Lyngbye (pro parte) in herb. Thuret!; — (non Agardh, *Dispositio Algar. Sueciæ*, p. 37; *Synopsis Algar. Scandinaviæ*, p. 112).

CALOTHRIX DISTORTA Chauvin, *Algues de Normandie*, n° 157, **1831**!; — (non Harvey, nec Areschoug).

CALOTHRIX MIRABILIS Kützing, *Algarum aq. dulc. Dec.* I, n° 6, **1833**!

CALOTHRIX ÆGAGROPILA Kützing, *Algarum aq. dulc. Dec.* I, n° 7, **1833**!; — *Phycologia generalis*, p. 228; *Species Algar.*, p. 213; — Rabenhorst, *Deutschlands-Kryptogamenflora*, p. 84.

SCYTONEMA KNEIFFII Wallroth, *Flora germanica*, IV, n° 1241, p. 56, **1833**; e specim. auth. in herb. Bory!.

TOLYPOTHRIX MUSCICOLA Kützing, *Phycologia generalis*, p. 227, **1843**; *Species Algar.*, p. 313; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 9, tab. 31, fig. V; e specim. authent. in herb. Lenormand!; — Stizenberger in Rabenhorst, *Algen*, n° (297); non 297; — Nave, *Vorarbeiten zu einer Kryptogamenflora*, I, Algen, p. 41; — an Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 275?

TOLYPOTHRIX FLACCIDA Kützing, *Phycologia generalis*, p. 228, **1843**; *Species Algar.*, p. 313; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 9, tab. 32, fig. II; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 277; — Thuret, *Essai de classification des Nostochinées*, p. 9 (*Ann. des sc. nat.*, 6e sér., Bot., I, p. 380); — Borzi, *Morfologia*, etc., in *N. Giornale bot. ital.*, XI, p. 372; — an Crouan, *Florule du Finistère*, p. 118? — (non de Bary in Rabenhorst, *Algen*, n° 311).

TOLYPOTHRIX COACTILIS Kützing, *Phycologia generalis*, p. 228, **1843**; *Species Algar.*, p. 313; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 9, tab. 32, fig. I, e specim. authent. in herb. Lenormand!; — Areschoug, *Algæ Scandin. exsiccatæ*, ser. II, n° 290!; — Krok, *Bidrag till Kännedomen om Algfloran in inre Ostersjön och Botaniska Viken* (*Oefversigt af Kongl. vetensk. Akadem. Förhandlingar*, 1869, p. 92); — (non Ardissone).

TOLYPOTHRIX PULCHRA Kützing, *Phycologia generalis*, p. 228, **1843**; *Species Algar.*, p. 314; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 9, tab. 32, fig. IV; e specim. authent. in herb. Lenormand!; — Suringar, *Observationes phycologicæ*, p. 41; e specim. authent. sub n° DDD, 90 α in herb. Lenormand!; — Hempel, *Algenflora der Umgebend von Chemnitz*, p. 108; — (non Rabenhorst, *Algen*, n° 191 et 1779).

CALOTHRIX MUSCICOLA Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamenflora*, p. 83, **1847**.

CALOTHRIX COACTILIS Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamenflora*, p. 84, **1847**.

TOLYPOTHRIX KNEIFFII Kützing, *Species Algar.*, p. 314, **1849**.

TOLYPOTHRIX BRÉBISSONII Kützing, *Species Algar.*, p. 314, **1849**; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 9, tab. 33, fig. III; (pro parte); — Rabenhorst, *Algen*, n° 312!; — Borzi, *Morfologia*, etc., in *N. Giornale bot. ital.*, XI, p. 372.

TOLYPOTHRIX ÆGAGROPILA Rabenhorst, *Algen*, n° 291, **1852**!; *Flora europ. Algar.*, II, p. 274; — Kirchner, *Kryptogamenflora von Schlesien*, p. 227; e specim. authent.!; — Borzi, *Morfologia*, etc., in *N. Giornale bot. ital.*, XI, p. 372.

TOLYPOTHRIX BULNHEIMII Rabenhorst, *Algen*, n° 303!, **1854**; — Hempel, *Algenflora der Umgebend von Chemnitz*, p. 107.

CALOTHRIX INVOLVENS var. VADORUM Areschoug, *Algæ scandinav. exsicc.*, ser. II, n° 190!, **1862**.

SYMPHYOSIPHON WIMMERI Hilse, in Rabenhorst, *Algen*, n° 1775!, **1865**.

TOLYPOTHRIX COACTILIS, forma FUSCESCENS Areschoug, *Algæ scandinav. exsicc.*, n° 291!, **1866**.

CALOTHRIX RADIOSA var. Marcucci, *Unio itineraria cryptogamica*, n° III!, **1866**.

TOLYPOTHRIX DISTORTA var. Wood, *Prodromus of a Study of the fresh-water Algæ of eastern North-America*, p. 161, **1869**; *Contribution to the History of the fresh-water Algæ*, etc., p. 66, tab. 8, fig. 1.

TOLYPOTHRIX ÆGAGROPILA β. BICOLOR Wittrock et Nordstedt, *Algæ exsiccatæ*, n° 184 et 580!, **1878**.

TOLYPOTHRIX WIMMERI Kirchner, *Kryptogamenflora von Schlesien*, Algen, p. 228, 1878; — Borzi, *Morfologia*, etc., in *N. Giornale bot. ital.*, XI, p. 372; — Lagerheim in Wittrock et Nordstedt, *Algæ exsiccatæ*, n° 487!, **1882**.

SCYTONEMA ÆRUGINEUM Delpinasse, *Algues du Sud-Ouest* (*Actes de la Société linnéenne de Bordeaux*, **1883**, p. 9).

Cæspitoso-floccosa, rarius in stratum pulvinatum extensa, æruginea, ætate fuscescente; filis 2 centimetra altis, 9-12,5 μ crassis, repetite pseudo-ramosis; pseudo-ramis erecto-patentibus, flexuoso-curvatis; vaginis membranaceis, tenuibus, ad basim ramorum plerumque inflatis, hyalinis vel lutescentibus; trichomatibus circa 10 μ crassis, cylindricis, ærugineis; articulis diametro æqualibus vel longioribus; heterocystis 1-4, sæpius incoloribus (v. v.).

Hab. ad plantas submersas vel natans in aquis tranquillis Norvegiæ (Nordstedt!), Sueciæ (Agardh!, Areschoug!, etc.), Daniæ (Hofman-Bang!), insularum Færoensium (Lyngbye!); Angliæ (Harvey!), Neerlandiæ (Suringar!), Galliæ!, Helvetiæ (Wartmann!), Germaniæ (Kützing!, A. Braun!), Austriæ (Grunow!), Italiæ (Marcucci!); ad insulas Antillarum (Mazé!) et Novæ-Caledoniæ (Vieillard, n° 2184!).

3. T. tenuis Kützing

Phycologia generalis, p. 228, 1843; *Species Algar.*, p. 313; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 9, tab. 31, fig. II, e specim. authent. in herb. Lenormand!; — Rabenhorst, *Algen*, n° 1373b; *Flora europ. Algar.*, II, p. 273; — Lloyd, *Algues de l'Ouest*, n° 387!; — Grunow, *Reise der Fregatte Novara um die Erde*, Algen, p. 32; — Kirchner, *Kryptogamenflora von Schlesien*, Algen, p. 227; — Wittrock et Nordstedt, *Algæ exsiccatæ*, n° 672!; — (non Desmazières, *Pl. cryptog. de France*, sér. II, fasc. III, n° 137).

Sclerothrix Callitrichæ Kützing, *Algar. aq. dulc. Dec.* II, n° 17, 1833!; e specim. authent. in herb. Lenormand!; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 11, tab. 39, fig. I, (planta junior); *Species Algarum*, p. 319.

Calothrix distorta Areschoug, *Algæ scandinavicæ exsiccatæ*, ser. I, n° 83, 1841; ser. II, n° 191!; — (non Harvey, nec Areschoug).

Hypheothrix Callitrichæ Kützing, *Phycologia generalis*, p. 229, 1843; e specim. authent. in herb. Lenormand!.

Tolypothrix pygmæa Kützing, *Phycologia generalis*, p. 227, 1843; *Species Algar.*, p. 313; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 9, tab. 31, fig. IV; e specim. authent. in herb. Lenormand!; — Rabenhorst, *Algen*, n° 973!; *Flora europ. Algar.*, II, p. 275; — Naye, *Vorarbeiten zu einer Kryptogamenflora*, I, Algen, p. 41.

Tolypothrix rufescens Hassall, *British fresh-water Algæ*, p. 241, tab. 69, fig. V, 1845; — Kützing, *Species Algar.*, p. 315.

Tolypothrix pulchra, Rabenhorst, *Algen*, n° 1911, 1852; — Suringar, *Observationes phycologicæ*, p. 41 (forma tenuior); — (non Rabenhorst, *Algen*, n° 1779; non Kützing).

Tolypothrix flaccida de Bary, in Rabenhorst, *Algen*, n° 311!, 1853; — (non Kützing).

Tolypothrix ægagropila β. Kneiffii de Bary in Rabenhorst, *Algen*, n° 412!, 1855.

Tolypothrix andina Montagne, *Huitieme Centurie de plantes cellulaires nouvelles*, p. 4, in *Ann. des sc. nat.*, 4e sér., Bot., VI, p. 182, 1856; e specim. authent. in herb. Mus. Par.!

Tolypothrix Wartmanniana Rabenhorst, *Algen*, n° 768!, 1858; *Flora europ. Algar.*, II, p. 276; — Areschoug, *Algæ scandinav. exsicc.*, ser. II, n° 378!; — Borzi, *Mor-*

fologia, etc., in *N. Giornale bot. ital.*, XI, p. 371; — Wittrock et Nordstedt, *Algæ exsiccatæ*, n° 186!.

LYNGBYA PHORMIDIUM Rabenhorst, *Algen*, n° 930, **1860**!.

TOLYPOTHRIX LANATA var. TENUIOR Rabenhorst, *Algen*, n° 1033!, **1861**.

TOLYPOTHRIX GRACILIS Rabenhorst, *Algen*, n° 1052!, **1862**.

SCYTONEMA CALLITRICHÆ Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 260, **1865**.

TOLYPOTHRIX COACTILIS Ardissone et Strafforello, *Enumerazione delle Alghe di Liguria*, p. 81, **1877**; e specim. authent.!; — (non Kützing).

Cæspitoso-floccosa, rarius in stratum pulvinatum extensa, æruginea, ætate fuscescente; filis 2 centimetra altis, 8-10 μ crassis, repetite pseudo-ramosis; pseudo-ramis erecto-patentibus, flexuoso curvatis; vaginis membranaceis tenuibus, ad basim ramorum plerumque inflatis, hyalinis vel lutescentibus; trichomatibus 6-8 μ crassis, cylindricis, ærugineis; articulis diametro æqualibus vel longioribus; heterocystis 1-5, sæpius incoloribus (v. v.).

Hab. ad plantas submersas vel natans in aquis tranquillis, rarius ad saxa, in rivulis Sueciæ (Areschoug!), Daniæ (Hofman-Bang!), Belgiæ!, Galliæ!, Helvetiæ (Wartmann!), Germaniæ (de Bary!, etc.), Austriæ (herb. Grunow!), Italiæ (Arcangeli!), Hispaniæ (Puiggari in herb. Grunow!), Americæ fœderatæ (Farlow!), Boliviæ (teste Grunow!) et Australiæ (Berggren!).

Le premier nom publié de cette espèce est celui de *Sclerothrix Callitrichæ*. Nous ne croyons pas devoir le conserver non plus que celui de *pygmæa*, qui, dans l'ordre des descriptions données par M. Kützing dans le *Phycologia generalis*, occupe la seconde place, tandis que le nom de *tenuis* vient seulement au quatrième rang, parce que les deux premières dénominations s'appliquent à des formes particulières et non à la forme ordinaire de l'espèce.

4. T. penicillata Thuret

Essai de classification des Nostochinées, in *Ann. des sc. nat.*, 6e sér., Bot., I, p. 380, **1875**; — Borzi, *Morfologia*, etc., in *N. Giornale bot. ital.*, XI, p. 371; — Flahault, in Wittrock et Nordstedt, *Algæ exsiccatæ*, n° 579!.

SCYTONEMA PENICILLATUM Agardh, *Systema Algar.*, p. 40, **1824**; — Kützing, *Algar. aq. dulc. Dec.* XIV, n° 139!; (non *Actien*); — Rabenhorst; *Flora europ. Algar.*, II, p. 256.

SCYTONEMA TURICENSE Nägeli in Kützing, *Species Algar.*, p. 306; **1849**; — Rabenhorst, *Algen*, n°s 290 et 996?; — (non *Erbar. crittogam. ital.*)

CALOTHRIX LEINERI Kützing, *Species Algar.*, p. 312, **1849**.

TOLYPOTHRIX NÄGELII Kützing, *Species Algar.*, p. 314, 1849; — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 277.
SCYTONEMA NÄGELII Rabenhorst, *Flora Europ. Algar.*, II, p. 252, 1865.
TOLYPOTHRIX ALLOCHROA Borzi, *Morfologia*, etc., in *N. Giornale bot. ital.*, XI, p. 371, 1879.

Penicillato-cæspitosa, saturate fuscescente; filis usque ad 2 centimetr. longis, 12-17 μ crassis, repetite pseudo-ramosis; pseudo-ramis basi erectis flexuoso-curvatis, elongatis; vaginis firmis, membranaceis, junioribus hyalinis, ætate provecta fuscescentibus; trichomatibus circiter 10 μ crassis, cylindricis, æruginosis; articulis 4-12 μ longis; heterocystis plerumque solitariis luteis (v. v.).

Hab. ad plantas, lapides et ligna in rivulis rapide fluentibus per Sueciam (C. Agardh!), Galliam!, Helvetiam (Nægeli!, Kützing!, Al. Braun!), Germaniam (Kützing!), Austriam et Tyrolim (herb. Grunow!), Italiam septentrionalem et Americam fœderatam (Farlow!).

M. Borzì a observé les spores de cette espèce sur des plantes conservées dans l'eau pendant tout un hiver. Elles sont d'un bleu d'azur foncé et entourées d'un tégument assez épais.

5. **T. limbata** Thuret in herb.

Floccoso-cæspitosa, æruginea; filis 2-3 millimetra altis, 12-15 μ crassis, repetite pseudo-ramosis; pseudo-ramis erecto-patentibus, flexuoso-curvatis; vaginis lucem refringentibus, hyalinis, sursum ocreatis; lamellosis, lamellis exterioribus mucosis; trichomatibus 6-9 μ crassis, torulosis, sordide ærugineis; articulis diametro æqualibus vel paulo longioribus; heterocystis 1-2 (v. v.).

Hab. ad lapides et inter Algas filamentosas in aquis dulcibus stagnorum et rivulorum Galliæ meridionalis, prope Montpellier!, Antibes! et Menton!.

Il semble y avoir une grande ressemblance entre cette espèce et la suivante, qui nous est connue seulement par la description.

6. T. conglutinata Borzi

Note alla Morfologia e Biologia delle Alghe Ficocromacee, in *N. Giornale bot. ital.*, XI, p. 371, 1879.

Filis irregulariter et dense in stratum gelatinoso-crustaceum intricatis, 14-18 μ crassis, ærugineo vel olivaceo-fuscescentibus; pseudo-ramis crebris incurvis vel varie flexuosis; vaginis irregulariter ampliatis hic et illic constrictis, achrois et homogeneis; trichomatibus 8-10 μ crassis; articulis arctissime connexis et sæpe indistinctis granulosis; heterocystis exacte sphæricis, aureo-fuscis, solitariis (n. v.).

Hab. ad rupes madidas, torrentis Vicani prope Tosi Etruriæ leg. Borzi.

SPECIES INQUIRENDÆ

Tolypothrix aurea Borzi, *Morfologia*, etc., in *N. Giornale bot. ital.*, XI, p. 372, 1879.
— **binata** Zeller in Kurz, *Algæ collected in Arracan* (*Journ. of Asiatic Society of Bengal*, XLII, p. 182, 1873); *Hedwigia*, XII, p. 174, 1873.
— **flexuosa** Zanardini, *Phycearum indicarum Pugillus*, p. 28, tab. 10 B, fig. I-III, 1872.
— **geminata** Al. Braun in Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 276, 1865.
— **implexa** Martens, *Notes on some Javanese Algæ* (*Proceedings of the Asiatic Society of Bengal*, 1870, p. 183).
— **intricata** Nægeli in Kützing, *Species Algar.*, p. 314, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 280.
— **lyngbyacea** Grunow in Rabenhorst, *Algen*, n° 2269, 1875; — Piccone, *Flonula algologic. della Sardegna*, p. 315.
— **mexicana** Kützing, *Diagnosen und Bemerkungen zu neuen Algenspecies*, p. 8, 1863.
— **mucosa** Meneghini in Kützing, *Species Algar.*, p. 314, 1849; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 9, tab. 33, fig. 1.
— **nivea** Hassall, *History of the British fresh-water Algæ*, I, p. 241, tab. 69, fig. 6, 1845.
— **Nostoc** Zopf, *Zur Morphologie der Spaltpflanzen*, p. 55, tab. 6, fig. XXIX-XXXI, 1882.
— **punctata** Hassall, *History of the British fresh-water Algæ*, I, p. 240, tab. 69, fig. III, 1845.
— **subsalsa** Zanardini, *Notizie intorno alle cellulari marine delle Lagune*, etc., p. 79, 1847.
— **thermalis** Kützing, *Phycologia generalis*, p. 228, 1843.

SPECIES EXCLUDENDÆ

Tolypothrix amphibica Zopf, in *Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft*, I, fasc. VIII, tab. IX, 1883.

Tolypothrix Dillwynii Hassall, *History of the British fresh-water Algæ*, I, p. 242, tab. 68, fig. IV-V, 1845 = *Desmonema Wrangelii* nob.

— *extensa* Crouan in Mazé et Schramm, *Essai de classification des Algues de la Guadeloupe*, p. 37, 1870-77 ; Coll. n°s 361 et 1082 = *Symploca* sp.

— *fuscescens* Brébisson in Kützing, *Species Algar.*, p. 313, 1849 ; *Tabulæ phycologicæ*, II, p. 9, tab. 31, fig. III ; Rabenhorst, *Algen*, n° 1526 ! = *Hapalosiphon pumilus* Kirchner.

— *Guadelupensis* Crouan in Mazé et Schramm, *Essai de classification des Algues de la Guadeloupe*, p. 36, 1870-77 = *Scytonema coactile* Montagne.

— *pumila* Mougeot et Nestler, *Stirpes Vogeso-rhenanæ*, n° 1489, 1866 = *Alga e Chlorophyceis.*

— *pumila* Kützing, *Phycologia generalis*, p. 227, 1843 ; *Species Algar.*, p. 313 ; *Tab. phycol.*, II, p. 9, tab. 31, fig. I ; — Desmazières, *Pl. cryptog. de France*, 2e sér., fasc. III, n° 136 = *Hapalosiphon pumilus* Kirchner.

— *rhizomatoidea* Reinsch, *Algenflora von Franken*, p. 52, 1867 = *Hapalosiphon pumilus* Kirchner.

— *tenuis* Desmazières, *Pl. cryptog. de France*, 2e sér., fasc. III, n° 137, 1854 ; — (non Kützing, nec aliorum) = *Symploca* sp.

XX. — Desmonema Berkeley et Thwaites

English Botany, 1849

Conferva, Thorea, Oscillatoria, Chlothrix, Scytonema, Microcoleus, Coleodesmium spec.

Fila subdichotome divisa. Trichomata sæpe pluria (2-∞) in vagina communi inclusa. Heterocystæ basilares. Sporæ (secundum Borzi) majores, ovatæ vel ellipticæ, singulæ aut pauciseriatæ, interjectæ, exosporio crassiusculo. Cæspites penicillati. Plantæ aquæ dulcis.

Nous devons appeler l'attention sur la ressemblance très grande qui existe entre ce genre et le *Dichothrix Nordstedtii*. Le poil qui termine les trichomes de cette dernière Algue est le principal caractère qui les distingue.

SPECIERUM CLAVIS ANALYTICA.

Trichomata ad 10 μ crassa.....	1. *D. Wrangelii.*
Trichomata tenuiora, usque ad 8 μ crassa.....	2. *D. floccosum.*

1. D. Wrangelii.

CONFERVA VAGINATA Dillwyn, *British Confervæ*, tab. 293 (pro parte?), **1808**.
THOREA WRANGELII Agardh, *Dispositio Algar. Sueciæ*, p. 10, **1812**; e specim. auth. in herb. Thuret!.
OSCILLATORIA WRANGELII Agardh, *Synopsis Algar. Sueciæ*, p. 112, **1817**.
CALOTHRIX WRANGELII Agardh, *Systema Algar.*, p. 71, **1824**; — Kützing, *Phycologia generalis*, p. 229; *Phycologia germanica*, p. 182; *Species Algar.*, p. 311; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 8, tab. 29, fig. IV; e specim. auth. in herb. Lenormand!; — Rabenhorst, *Deutschlands Kryptogamenflora*, p. 84; *Flora europ. Algar.*, II, p. 272.
CALOTHRIX FONTINALIS Agardh, *Systema Algar.*, p. 73, **1824**; — Kützing, *Species Algar.*, p. 315; — Brébisson et Godey, *Algues des environs de Falaise*, p. 25; e specim. auth. in herb. Mus. Paris.!
SCYTONEMA CIRRHOSUM Carmichael in Hooker's *British Flora*, II, p. 366, **1833**; — *English Botany*, tab. 2920.
CALOTHRIX TOMASINII Kützing in *Actien*, **1836**; — (non *Algar. aq. dulc. Dec.* XIV, n° 130).
SCYTONEMA PENICILLATUM Kützing in *Actien*, **1836**; — (non Agardh, nec Kützing, *Algar. aq. dulc. Dec.* XIV, n° 139).
MICROCOLEUS DILLWYNII Harvey, *Manual of the British Algæ*, p. 169, **1841**.
TOLYPOTHRIX DILLWYNII Hassall, *History of the British fresh-water Algæ*, p. 242, tab. 68, **1845**.
CALOTHRIX DILLWYNII Kützing, *Phycologia germanica*, p. 182, **1845**; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 8, tab. 29, fig. III.
SCYTONEMA FLAGELLIFERUM Kützing, *Diagnosen und Bemerkungen zu neuen Algenspecies*, in *Botan. Zeitung*, **1847**, V, p. 197; *Species Algar.*, p. 308; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 7, tab. 25, fig. 1 (syn. dubium).
DESMONEMA DILLWYNII Berkeley et Thwaites, in *English Botany*, tab. 2958, **1849**; e specim. auth. in herb. Lenormand!.
CALOTHRIX RADIOSA Kützing, *Species Algar.*, p. 311, **1849**; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 8, tab. 29, figs V; — Mougeot et Nestler, *Stirpes crypt. Vogeso-rhenanæ*, XIV, n° 1370!.
CALOTHRIX CÆSPITOSA Kützing, *Species Algar.*, p. 312, **1849**; *Tabulæ phycolog.*, II, p. 8, tab. 30, fig. 1; Rabenhorst, *Algen*, n° 852!; *Flora europ. Algar.*, II, p. 273.
SCYTONEMA ALLOCHROUM Mougeot et Nestler, *Stirpes crypt. Vogeso-rhenanæ*, XIV, n° 1395!, **1854**; — (non Kützing).
COLEODESMIUM WRANGELII Borzi, *Morfologia e biologia*, etc., in *N. Giornale bot. ital.*, XI, p. 348, tab. 9-10, **1879**; e specim. authent. in herb. Thuret!

Cæspitibus e fasciculis penicillatis gelatinosis nigro viridibus, 5-6 millimetris altis, constitutis; filis erectis subflexuosis repetite subdichotome pseudo-ramosis; vagina tenui continua, hyalina vel lutea; trichomatibus 9-10 μ crassis, ærugineis, torulosis; articulis diametro triplo brevioribus; heterocystis 1-2, vel nullis (v. v.).

Hab. ad rupes rivulorum et torrentium Sueciæ (Agardh !), Angliæ (Ralfs!), Galliæ !, Germaniæ (A. Braun !) et Italiæ (Borzi !).

2. D. floccosum.

TOLYPOTHRIX FLOCCOSA Meneghini, in herb. hort. Pisani (sec. Borzi).
COLEODESMIUM FLOCCOSUM Borzi, *Morfologia e biologia delle Alghe ficocromacee*, in *N. Giorn. bot. ital.*, XI, p. 356, 1879.

« Trichomata tenuiora, usque ad 8 μ lata » (n. v.).
Hab. in rivulis Dalmatiæ, ubi detexit cl. Meneghini.

XXI. — HYDROCORYNE Schwabe

in Sprengel, *Systema vegetabilium*, IV, pars I, p. 314, 1827.

Calothrix, *Schizothrix*, *Symphyosiphon*, *Cystocoleus*, *Hilsea* spec.

Frondes irregulariter et vage divisæ; fila sæpius plura in vagina communi inclusa. Heterocystæ intercalares.

Grâce à l'échantillon original de Schwabe, que nous avons trouvé dans l'herbier de M. Grunow, nous pouvons ramener en lumière un vieux genre demeuré complètement obscur et qui a été refait tout récemment sous les noms de *Cystocoleus* et de *Hilsea*.

1. H. spongiosa Schwabe

in Sprengel, *Systema vegetabil.*, IV, pars I, p. 373, 1827; — *Flora Anhaltina*, II, p. 136, tab. 5, fig. I.
SCHIZOTHRIX SPONGIOSA Grunow in Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 270, 1865.
CALOTHRIX TENUISSIMA A. Braun in Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 271, 1865.
SYMPHYOSIPHON MINOR Hilse, in Rabenhorst, *Algen*, n° 1776!) 1865.
CYSTOCOLEUS MINOR Thuret, *Essai de classification des Nostochinées*, p. 10, in *Ann. des sc. nat.*, 6e sér., Bot., I, p. 381, 1875.
HILSEA TENUISSIMA Kirchner, *Kryptogamenflora von Schlesien*, p. 239, 1879; — Borzi, *Morfologia*, etc., in *N. Giornale bot. ital.*, XI, p. 372, 1879.

Strato membranaceo expanso e filis intertextis formato; filis 4-6 μ crassis parce ramosis; vaginis tenuibus arctis continuis hyalinis; trichomatibus 3-4 μ crassis moniliformibus, pallide ærugineis; articulis sphærico-depressis; heterocystis intercalaribus oblongis (v. s.).

Hab. ad plantas submersas Germaniæ (Schwabe!, Hilse!) Bohemiæ (Hansgirg!).

XXII. — Diplocolon Nægeli

in Itzigsohn, *Phykologische Studien*, 1857.

Fila pseudo-ramosa; pseudo-rami solitarii vel gemini ex eruptione laterali trichomatis formati, in intervallum heterocystarum, interdum quoque, sed rarius, sub heterocystis ipsis egredientes. Trichomata in vagina communi pluria, contorta. Thallus difformis, constrictus, irregulariter claviformis. Terrestris.

1. D. Heppii Nægeli

in Itzigsohn, *Phykologische Studien* (*Nova Acta Acad. Leopold.-Carolin. der Naturwissenschaften*, XXVI, pars I, p. 160, tab. XI (excl. fig. 8-12), 1857); — Rabenhorst, *Flora europ. Algar.*, II, p. 246; *Algen*, n° 468!.

Cæspitulis grumoso-gelatinosis, fusco-nigricantibus; fronde claviformi gelatinosa irregulariter dilatata, ad millimetrum crassa, luteo-fusca; filis 20-28 μ crassis, in vagina repetite pseudo-ramosis, flexuoso-curvatis et dense intricatis; vaginis singularibus lamellosis, luteo-fuscis; trichomatibus sordide ærugineis, torulosis; articulis et heterocystis 6-10 μ crassis, subglobosis (v. s.).

Hab. ad rupes calcareas Helvetiæ (Hepp.!).

(*A suivre.*)

RECHERCHES

SUR

LA DISPOSITION DES RADICELLES ET DES BOURGEONS

DANS LES RACINES DES PHANÉROGAMES

Par M. Ph. VAN TIEGHEM.

Au cours d'une longue série de recherches sur l'origine, la croissance interne et la sortie des membres endogènes, que je poursuis depuis quelque temps au laboratoire du Muséum et dont j'espère publier prochainement les résultats dans ce Recueil, j'ai été conduit à reprendre l'étude de la disposition des radicelles et des bourgeons sur les racines des Phanérogames dans un cas particulier, fréquemment réalisé chez ces plantes, celui où la structure de la racine mère est binaire. J'ai étendu mes observations aux racines latérales et aux bourgeons produits par la région inférieure de la tige hypocotylée, lorsque cette région inférieure conserve la structure binaire de la racine terminale. Enfin, je me suis appliqué à l'étude d'un phénomène spécial, qui est de nature à masquer dans tous les cas la véritable disposition des radicelles et des bourgeons radicaux sur leur racine mère; ce phénomène, c'est la production locale de racines doubles et de bourgeons doubles (1).

Ce travail se divise donc en trois parties. La première traite de la disposition des radicelles sur la racine mère et des racines latérales sur la région hypocotylée de la tige mère;

(1) Les principaux résultats de ces recherches ont été communiqués à la Société botanique de France (séances des 14 et 28 janvier 1887) et au *Journal de Botanique* (numéro du 1er mars 1887).

la deuxième, de la disposition des bourgeons sur la racine mère et sur la région hypocotylée de la tige mère; la troisième, de la formation des racines doubles et des bourgeons doubles. Pour éviter les répétitions, les figures à l'appui des assertions formulées dans chacune de ces trois parties seront publiées plus tard avec le Mémoire annoncé plus haut.

I.

Formation quadrisériée des radicelles dans les racines binaires et des racines latérales dans les tiges hypocotylées binaires.

On sait que les racines des Phanérogames forment leurs radicelles dans le péricycle en face des faisceaux ligneux et les superposent, par conséquent, sur autant de rangées longitudinales qu'elles possèdent de faisceaux ligneux. En établissant, il y a déjà seize ans, la généralité de cette règle, j'ai admis qu'elle se vérifie quel que soit le nombre des faisceaux ligneux de la racine mère, même quand ce nombre s'abaisse à son minimum, qui est de deux, et qu'elle ne souffre que deux exceptions : la première, par interruption du péricycle en face des faisceaux ligneux, ce qui reporte les radicelles vis-à-vis des faisceaux libériens sans changer le nombre de leurs rangées (beaucoup de Graminées et de Cypéracées); la seconde, par formation dans le péricycle de canaux sécréteurs disposés à la fois en face des faisceaux ligneux et en face du milieu des faisceaux libériens, ce qui ramène les radicelles vis-à-vis des intervalles entre ces deux sortes de faisceaux et double du même coup le nombre de leurs rangées (Ombellifères, Araliées et Pittosporées) (1).

(1) Ph. Van Tieghem, *Mémoire sur la racine* (*Ann. des sc. nat.*, Bot., 5e série, t. XIII, 1871). Voy. aussi *Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes* (*Ibid.*, t. XVI, 1872) et *Second mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes* (*Ann. des sc. nat.*, Bot., 7e série, t. I, 1885).

J'avais bien vu, dès cette époque, la racine terminale binaire des Ombellifères, ainsi que les racines latérales et les radicelles de ces plantes, toutes les fois qu'elles sont binaires, produire leurs radicelles en quatre rangées alternes avec les deux faisceaux ligneux et les deux faisceaux libériens; mais cette disposition, loin de me surprendre, m'avait paru n'être ici, tout comme dans les racines latérales de ces mêmes plantes qui ont plus de deux faisceaux ligneux, qu'une conséquence immédiate et nécessaire de la formation de canaux oléifères dans le péricycle en face des faisceaux ligneux et des faisceaux libériens (1). J'avais bien remarqué aussi que la racine terminale binaire de divers autres végétaux, notamment de la Tomate (2), de la Betterave, de l'Épinard et de l'Arroche (3), ainsi que les racines latérales binaires de quelques plantes différentes, comme la Primevère, offrent dans leurs radicelles la même disposition quadrisériée, sans que cette disposition puisse s'y expliquer par une structure particulière de leur péricycle. Aussi les racines latérales de ces mêmes plantes, toutes les fois qu'elles possèdent plus de deux faisceaux ligneux et libériens, produisent-elles leurs radicelles en face des faisceaux ligneux et en autant de rangées longitudinales, revenant ainsi à la règle ordinaire. Mais ces quelques faits m'avaient semblé isolés, et je n'y avais pas attaché alors l'importance qu'ils méritent.

Des recherches récentes m'ont appris, en effet, qu'il s'agit ici d'un phénomène tout à fait général, je veux dire commun à toutes les Phanérogames (4). Toutes les fois que sa structure est binaire, la racine de ces plantes, qu'elle soit d'ailleurs terminale ou latérale, primaire, secondaire ou d'ordre

(1) *Mémoire sur la racine*, p. 223; *Mémoire sur les canaux sécréteurs*, p. 47.

(2) *Mémoire sur la racine*, p. 226, en note.

(3) *Ibid.*, p. 236.

(4) Les Cryptogames vasculaires suivent la loi énoncée plus haut, même quand la structure de la racine y est binaire (la plupart des Fougères, Marsiliacées); mais ici la radicelle naît, comme on sait, dans l'endoderme et aux dépens d'une seule cellule : c'est tout différent.

quelconque, forme ses radicelles dans le péricycle en face des intervalles qui séparent ses deux faisceaux ligneux de ses deux faisceaux libériens et les superpose, par conséquent, sur quatre séries longitudinales. Il en résulte que les radicelles des Phanérogames n'offrent jamais la disposition bisériée.

Le lieu de formation des radicelles dans le péricycle d'une racine mère est donc fixé par deux règles, et non par une seule comme il était admis jusqu'à présent : la première, où les radicelles sont *isostiques*, applicable à tous les cas où la racine mère compte plus de deux faisceaux ligneux; la seconde, où les radicelles sont *diplostiques*; spéciale au cas où la racine mère ne possède que deux faisceaux ligneux. Toutes les fois qu'une racine primaire, terminale ou latérale, est binaire, c'est cette seconde loi qui régit à tous les degrés la ramification du système; mais, en outre, elle s'introduit encore, lorsque la racine primaire a plus de deux faisceaux ligneux, à partir du moment où, par la réduction progressive du cylindre central, le nombre des faisceaux est descendu à deux dans les radicelles d'un certain ordre; et c'est elle désormais qui régit toute la ramification ultérieure du système. Elle est donc d'une application extrêmement fréquente, surtout chez les Gymnospermes et les Dicotylédones.

Aussi, pour en établir la généralité, ai-je dû rechercher et étudier les racines binaires d'un très grand nombre de Phanérogames : Gymnospermes, Monocotylédones et surtout Dicotylédones. Afin d'éviter toute cause d'erreur, je me suis toujours astreint à ne pratiquer les sections transversales nécessaires à l'observation du phénomène que dans des racines mères assez jeunes pour n'avoir produit encore aucune formation libéroligneuse secondaire et pour tenir encore leurs radicelles complètement enfermées dans l'écorce aux divers degrés de leur croissance interne. Je citerai notamment les exemples suivants :

GYMNOSPERMES à racine terminale et radicelles de divers ordres (*Cupressus*, *Thuia*, *Biota*, *Actinostrobus*, *Taxus*, *Podocarpus*, etc.);

radicelles primaires de la racine terminale et radicelles d'ordres supérieurs (*Pinus*, *Ginkgo*, *Cycas*, *Zamia*, etc.).

MONOCOTYLÉDONES : racine terminale ou latérale (*Allium*, *Lilium*, etc.); radicelles de divers ordres (*Iris*, *Asphodelus*, *Canna*, etc.).

DICOTYLÉDONES : racine terminale et ses radicelles de divers ordres [Dipsacées, Valérianées, Campanulacées, Solanées, Scrophularinées, Borraginées, Hydrophyllées, Polémoniées, Labiées, Verbénacées, Plantaginées, Primulacées, Ombellifères, Loasées, Portulacées, Caryophyllées, Linées, Géraniées, Papavéracées, Crucifères, Résédacées, Violacées, Renonculacées, Phytolaccacées, Chénopodiacées, Pipéracées, Urticacées, etc.; beaucoup de Composées (*Cichorium*, *Geropogon*, *Lampsana*, *Tagetes*, *Anacyclus*, *Anthemis*, *Chrysanthemum*, *Artemisia*, etc.); de Rubiacées (*Galium*, *Asperula*, *Sherardia*, *Richardsonia*, *Cephalanthus*, *Phyllis*, etc.); de Capparidées (*Polanisia*, *Gynandropsis*, etc.); diverses Légumineuses (*Lupinus*, *Trigonella*, *Amorpha*, *Cytisus*, *Genista*, *Ononis*, etc.)]; racine latérale et ses radicelles successives (*Primula*, *Pentstemon*, *Tropæolum*, *Œnanthe*, etc.).

On voit que, conformément à cette règle générale, la racine terminale des Ombellifères, ainsi que leur racine latérale quand elle est binaire, formerait ses radicelles en quatre rangées, quand bien même le péricycle n'y produirait pas de canaux oléifères en face des faisceaux ligneux et des faisceaux libériens. Loin de faire exception à la loi qui régit la catégorie de racines à laquelle il appartient, le pivot des Ombellifères y obéit, au contraire, parfaitement. On peut même croire que c'est cette règle qui oblige les canaux sécréteurs, étant donné qu'ils doivent être péricycliques, à se former en face des faisceaux ligneux et des faisceaux libériens, c'est-à-dire dans les points où ils ne sauraient gêner la production des radicelles. Les choses une fois établies de la sorte dans la racine terminale, elles se conservent nécessairement plus tard dans les racines latérales qui comptent plus de deux faisceaux ligneux, et c'est alors cette localisation des canaux sécréteurs qui amène dans ces racines, mais seulement dans celles-là, une exception à la première règle de position, comme il a été rappelé plus haut.

Si l'on appelle *déviation* l'angle que fait, sur la section

transversale de la racine, l'axe de la radicelle avec le rayon médian du faisceau ligneux voisin, angle qui caractérise précisément la disposition diplostique, on constate que la déviation varie suivant les plantes. Assez souvent elle est de 45 degrés; les quatre séries de radicelles sont alors équidistantes, à 90 degrés l'une de l'autre, et la disposition quadrisériée est facile à constater au dehors (certaines Ombellifères, Solanées, Scrophulariinées, etc.). Quelquefois la déviation dépasse 45 degrés et les quatre séries sont rapprochées deux par deux vers les faisceaux libériens (*Bomplandia*, diverses Ombellifères, etc.). Mais le plus souvent, au contraire, elle est moindre que 45 degrés et les quatre séries sont rapprochées deux par deux vers les faisceaux ligneux; si la déviation est très petite, les deux rangées voisines paraissent se confondre en une seule et, à ne voir les choses que du dehors, il semble que les radicelles soient bisériées (Crucifères, Caryophyllées, etc.). La valeur de la déviation, tantôt se maintient assez constante dans une même espèce, dans un même genre, dans une même famille, tantôt, au contraire, varie beaucoup dans les divers genres d'une famille, dans les diverses espèces d'un genre, et même dans les divers individus d'une espèce.

C'est par ces variations dans la valeur de la déviation que s'expliquent les nombreuses erreurs qu'a commises autrefois M. Clos en se bornant à estimer du dehors le nombre des rangées de radicelles produites par la racine terminale (1). Toutes les plantes citées par ce botaniste comme ayant deux rangées de radicelles (Crucifères, Papavéracées, Géraniacées, Hydrophyllées, etc.; *Delphinium*, *Adonis*, *Lychnis*, *Beta*, *Celosia*, *Lupinus*, *Ononis*, *Crassula*, *Tragopogon*, *Lampsana*, *Crepis*, *Lactuca*, *Borrago*, *Anchusa*, *Myosotis*, *Antirrhinum*, etc.), en ont en réalité quatre rangées, rapprochées deux par deux en face des faisceaux ligneux. La plupart des familles qu'il signale comme ayant, suivant les genres, tantôt

(1) Clos, *Ébauche de la Rhizotaxie*, Thèse, Paris, 1848, et *Deuxième mémoire sur la Rhizotaxie* (*Ann. des sc. nat.*, 3e série, XVIII, 1851).

deux, tantôt quatre rangées de radicelles sur leur racine terminale (Caryophyllées, Chénopodées; Amarantacées, Phytolaccées, Urticées, Rubiacées, Gentianées, Polémoniacées, Borraginées, Solanées, Scrophulariinées, Labiées, etc.), tous les genres qu'il cite comme ayant, suivant les espèces, tantôt deux, tantôt quatre séries de radicelles (*Lamium*, *Linaria*, *Solanum*, *Gilia*, *Campanula*, *Galium*, *Linum*, *Cleome*, *Viola*, *Nigella*, *Silene*, *Sedum*, *Atriplex*, *Amarantus*, *Urtica*, etc.), ont en réalité toujours leur racine terminale binaire pourvue de quatre rangées de radicelles; la seule différence est que ces quatre rangées sont tantôt équidistantes, tantôt rapprochées deux par deux en face des faisceaux ligneux. La disposition des radicelles sur la racine terminale offre donc beaucoup plus de constance que ne lui en attribuait M. Clos.

Enfin, parmi les plantes citées par M. Clos comme ayant constamment quatre séries de radicelles sur leur racine terminale, il y en a de deux sortes, qu'il est nécessaire de distinguer et de séparer. Les unes ont, en effet, quatre rangées avec la structure binaire, parce qu'elles obéissent à la seconde loi (Dipsacées, Ombellifères, Valérianées, etc.), les autres quatre rangées avec la structure quaternaire, parce qu'elles suivent la première règle (Balsaminées, Convolvulacées, Polygonées, Euphorbiacées, Malvacées, Œnothéracées, etc.). Ces deux dispositions quadrisériées, très différentes au fond, peuvent coexister dans la même famille, comme on le voit chez les Composées (avec structure quaternaire : *Helianthus*, *Scorzonera*, *Bidens*, *Xanthium*, etc.; avec structure binaire : *Cichorium*, *Artemisia*, *Madia*, *Chrysanthemum*, etc.), chez les Légumineuses (avec structure quaternaire : *Phaseolus*, *Dolichos*, *Acacia*, *Cassia*, etc.; avec structure binaire : *Lupinus*, *Ononis*, *Cytisus*, *Genista*, *Amorpha*, etc.), chez les Capparidées (avec structure quaternaire : *Isomeris*, etc.; avec structure binaire : *Polanisia*, *Gynandropsis*, etc.), etc. Par rapport aux cotylédons qui surmontent la tigelle, les quatre séries de radicelles sont autrement disposées dans les deux cas. Dans le type quadrisérié binaire, les quatre rangées sont,

en effet, alternes avec les cotylédons et les deux feuilles suivantes; tandis que, dans le type quadrisérié quaternaire, deux des rangées correspondent aux cotylédons, les deux autres étant en croix avec eux.

En s'allongeant à la germination, la tigelle hypocotylée des plantes à racine terminale binaire conserve parfois, comme on sait, dans sa région inférieure la structure essentielle de la racine, notamment sa lame ligneuse diamétrale. Si elle produit des racines latérales dans cette région inférieure, ces racines y sont disposées de la même manière que les radicelles primaires sur la racine terminale, c'est-à-dire en quatre rangées longitudinales, qui continuent les quatre séries de radicelles (Solanées, Borraginées, Scrophularinées, Labiées, Crucifères, etc.).

Quelle est maintenant la cause de la formation quadrisériée des radicelles sur une racine mère binaire, et des racines latérales sur une tigelle hypocotylée binaire? On voit bien tout de suite la grande utilité de cette disposition. De cette manière la plante est, en effet, fixée au sol beaucoup plus solidement que si la règle générale était observée. Mais je ne pense pas qu'il soit permis de chercher la cause d'un phénomène dans son utilité. La déviation qui caractérise la structure binaire me paraît s'expliquer par une difficulté d'insertion propre à cette structure.

Dans tous les cas, pour assurer la continuité de l'appareil conducteur à travers tout le système ramifié, il est nécessaire que la radicelle insère son bois sur le bois, son liber sur le liber de la racine mère. Or, toutes les fois que le nombre des faisceaux ligneux est plus grand que deux, la radicelle née en face d'un faisceau ligneux attache son bois directement sur ce faisceau, son liber à droite et à gauche sur les deux faisceaux libériens voisins, embrassant à cet effet sur la périphérie du cylindre central un arc dont le maximum, correspondant au cas de trois faisceaux ligneux, est de 120 degrés. Quand le nombre des faisceaux ligneux se réduit à deux, la radicelle, à supposer qu'elle naisse encore en face d'un fai-

sceau ligneux, devra embrasser d'un liber à l'autre toute une demi-circonférence. On comprend que les 60 degrés d'arc à franchir en plus puissent rendre impossible dans le second cas ce qui était facile dans le premier. Alors le lieu de formation de la radicelle s'écarte du faisceau ligneux pour se rapprocher plus ou moins d'un faisceau libérien, souvent jusqu'à se placer à égale distance de l'un et de l'autre, auquel cas la déviation est de 45 degrés; elle attache son bois d'un côté, son liber de l'autre, et son insertion sur la racine mère est dissymétrique. Si la déviation est petite, la radicelle chevauche sur le faisceau ligneux, et souvent assez fortement pour venir attacher aussi son liber sur le bord du faisceau libérien situé de l'autre côté; son insertion est encore dissymétrique, mais moins que dans le premier cas.

II

Disposition quadrisériée des bourgeons sur les racines binaires et sur les tiges hypocotylées binaires.

On sait que certaines Phanérogames produisent, d'une façon constante et régulière, des bourgeons sur leurs racines et sur la région hypocotylée de leur tige. Ces bourgeons *normaux*, qu'il faut bien se garder de confondre avec les bourgeons *adventifs* qui peuvent naître çà et là sur les racines à l'endroit des blessures, se développent bientôt en autant de tiges nouvelles et assurent ainsi la multiplication de la plante. Aperçus dès le seizième siècle, notamment par Tragus dans le Liseron des champs (*Convolvulus arvensis*), en 1546, ils ont été recherchés surtout depuis une trentaine d'années et retrouvés dans un nombre d'espèces chaque jour plus considérable. Trois recensements en ont été faits : le premier, par Irmisch, en 1857 (1), compte 42 espèces (38 Dicotylédones et

(1) *Botanische Zeitung*, 1857, p. 433.

4 Monocotylédones); le second, par M. Warming, en 1877 (1), énumère 87 espèces (81 Dicotylédones et 6 Monocotylédones); le dernier, par M. Wittrock, en 1883 (2), comprend 132 espèces (124 Dicotylédones et 8 Monocotylédones); il y faut ajouter 6 Cryptogames vasculaires. C'est, comme on voit, un phénomène assez répandu, surtout chez les Dicotylédones. Aussi, M. Beijerinck, en en faisant tout récemment l'objet d'un travail d'ensemble, a-t-il rendu à la science un service important (3).

Irmisch avait déjà vu et figuré dans plusieurs plantes (*Convolvulus arvensis* et *C. sepium*, *Nasturtium silvestre*, *Sonchus arvensis*, *Anemone silvestris*) que les bourgeons radicaux sont endogènes, comme les radicelles, et qu'ils se disposent sur la racine mère dans les mêmes rangées longitudinales que les radicelles, auxquelles ils sont diversement entremêlés (4). L'été dernier, en résumant devant la Société botanique de France un travail fait en collaboration avec M. Douliot, j'ai montré comment les bourgeons radicaux de l'*Anemone pensylvanica* et de l'*A. dichotoma* se forment dans le péricycle de la racine mère et y occupent, par rapport aux deux faisceaux ligneux du cylindre central, la même place que les radicelles, ce qui expliquait à la fois leur endogénéité et leur disposition extérieure dans les mêmes séries que les radicelles (5). Enfin, des observations de M. Beijerinck on peut conclure aussi que toutes les fois que les bourgeons radicaux sont vraiment normaux, c'est-à-dire indépendants de la formation préalable d'un cal, ils sont endogènes et disposés dans les mêmes rangées que les radicelles. Seules les

(1) *Botanisk Tidskrift*, II, 1877, p. 56.

(2) *Société botanique de Stockholm*, 21 novembre 1883; *Botanisches Centralblatt*, XVII, 1884.

(3) Beijerinck, *Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln* (*Natuurk. Verhandl. der kon; Akademie der Wetensch*, Amsterdam, XXV, 1886).

(4) *Loc. cit.*; voy. notamment les figures 13, 15, 16 de la planche VII.

(5) *Bulletin de la Société botanique*, séance du 23 juillet 1886.

Linaires auraient leurs bourgeons disposés autrement que les radicelles; mais on verra tout à l'heure ce qu'il faut penser de cette exception.

Cela étant, après avoir établi, comme je l'ai fait dans la première partie de ce travail, que chez les Phanérogames les radicelles produites par une racine binaire, ainsi que les racines latérales issues d'une tige hypocotylée binaire, sont disposées tout autrement qu'elles ne le sont lorsque la racine ou la tige hypocotylée compte plus de deux faisceaux ligneux, j'ai été conduit à chercher si les bourgeons radicaux et hypocotylés suivent également cette nouvelle loi, toutes les fois que la racine ou la tige qui les produit est douée d'une structure binaire. Démontrer qu'il en est ainsi est précisément l'objet de la seconde partie de ce Mémoire.

Le lieu de formation des radicelles des Phanérogames dans le péricycle de la racine mère et des racines latérales dans le péricycle de la tige hypocotylée est déterminé, avons-nous dit, par deux règles différentes, suivant le nombre des faisceaux ligneux et libériens qui entrent dans la composition du cylindre central de cette racine et de cette tige mère. Si le nombre des faisceaux de chaque sorte est supérieur à deux, les radicelles ou les racines latérales hypocotylées naissent en face des faisceaux ligneux et se superposent par conséquent en autant de rangées longitudinales, toujours équidistantes, qu'il y a de faisceaux ligneux : elles sont *isostiques*. Si le nombre des faisceaux de chaque sorte s'abaisse à son minimum, qui est de deux, les radicelles et les racines latérales hypocotylées se forment en face des intervalles qui séparent les deux faisceaux ligneux des deux faisceaux libériens et se superposent en quatre rangées longitudinales, équidistantes si la déviation est de 45 degrés, rapprochées deux par deux du côté des faisceaux ligneux si la déviation est plus petite que 45 degrés, du côté des faisceaux libériens si la déviation est plus grande que 45 degrés : elles sont *diplostiques*.

Considérons d'abord le premier cas, par exemple les plantes pourvues de bourgeons radicaux et hypocotylés qui ont

quatre faisceaux ligneux et libériens dans leur racine terminale : tels sont les *Convolvulus arvensis*, *Euphorbia exigua*, *Epilobium angustifolium*, etc. Les bourgeons produits par la racine terminale et par la tige hypocotylée de ces plantes naissent dans le péricycle exactement en face des faisceaux ligneux et sont disposés, par conséquent, en quatre séries longitudinales, dont deux répondent aux cotylédons et deux aux deux feuilles suivantes. Ces quatre séries se confondent avec celles qui renferment les radicelles primaires et les racines latérales hypocotylées. En un mot, les bourgeons sont isostiques, comme les radicelles.

Parmi les plantes pourvues de bourgeons radicaux et hypocotylés qui n'ont que deux faisceaux ligneux et libériens dans leur racine terminale et ses ramifications, j'ai étudié l'*Alliaria officinalis*, l'*Anemone pensylvanica*, le *Geranium sanguineum*, et plusieurs Linaires. Dans les trois premières plantes, les bourgeons sont endogènes; ils prennent naissance dans le péricycle de la racine terminale, à droite ou à gauche des deux faisceaux ligneux, vis-à-vis des intervalles qui séparent ces faisceaux des deux faisceaux libériens. Tous ensemble, ils sont donc disposés sur la racine en quatre rangées longitudinales, et, comme la déviation est plus petite que 45 degrés, ces quatre rangées sont rapprochées deux par deux du côté des faisceaux ligneux. Elles se confondent d'ailleurs exactement avec les quatre séries qui renferment les radicelles primaires et les racines latérales hypocotylées. En un mot, les bourgeons sont diplostiques et quadrisériés, comme les radicelles. La même disposition se retrouve dans les Linaires, dont j'ai étudié quatre espèces (*Linaria vulgaris*, *L. bipartita*, *L. triphylla*; *L. chalepensis*), mais avec un caractère tout particulier qui, à ce point de vue, donne à ces plantes un grand intérêt. Les bourgeons hypocotylés et radicaux y sont, en effet, exogènes, comme M. Beijerinck l'a constaté de son côté sur le *Linaria vulgaris*.

Considérons d'abord les bourgeons qui apparaissent peu de temps après la germination sur la région inférieure de la tige

hypocotylée et de bas en haut. Pour former un de ces bourgeons, trois cellules de l'épiderme, situées à l'extrémité du rayon qui passe entre les deux faisceaux libériens et les deux faisceaux ligneux confluents en une bande diamétrale, se divisent activement par des cloisons d'abord radiales, puis tangentielles et obliques, et produisent une masse de petites cellules qui fait saillie en forme de mamelon sur la surface externe. L'assise cellulaire externe de ce mamelon, en continuité avec l'épiderme de la tige mère, deviendra l'épiderme de la tige nouvelle. Le bourgeon est donc tout entier d'origine épidermique. Plus tard, les grandes cellules sous-jacentes qui appartiennent à la première, à la deuxième, à la troisième, à la quatrième assise corticale, laquelle est l'endoderme, enfin au péricycle, se divisent à leur tour et successivement de dehors en dedans, par des cloisons d'abord radiales, puis tangentielles, et il se forme de la sorte un cordon horizontal de méristème qui relie le bourgeon épidermique au cylindre central. Après quoi, ce cordon se différencie en un cylindre central de tige attachant son liber d'un côté, son bois de l'autre, aux deux faisceaux voisins. Malgré l'éloignement où il naît, le bourgeon est donc influencé par la constitution du cylindre central de la tige hypocotylée, de façon à se former à l'extrémité du rayon dont l'intersection avec le péricycle est, en d'autres points de cette même tige, le centre de production d'une racine latérale. Il en résulte que tous les bourgeons hypocotylés sont disposés sur la tige en quatre rangées longitudinales; ces quatre rangées, qui renferment aussi toutes les racines latérales hypocotylées, sont presque équidistantes dans le *Linaria chalepensis*, où elles correspondent aux intervalles entre les cotylédons et les deux feuilles suivantes; elles sont, au contraire, rapprochées deux par deux du côté des faisceaux ligneux dans le *Linaria vulgaris*, et paraissent du dehors ne former que deux séries correspondant aux cotylédons; aussi Irmisch a-t-il décrit les bourgeons hypocotylés de cette dernière plante comme disposés *en une ligne* avec les cotylédons.

Examinons maintenant les bourgeons radicaux. Ils naissent, non pas sur la racine terminale elle-même, mais sur la base des radicelles primaires, emprisonnée dans l'écorce de la racine terminale; dans tout le reste de leur surface, ces radicelles en sont dépourvues; mais on en retrouve à la base des radicelles secondaires, et ainsi de suite. Cette localisation cesse de surprendre quand on réfléchit que la base d'une radicelle, incluse dans l'écorce de la racine mère, est la seule région de l'organe qui possède un épiderme intact, non encore cloisonné tangentiellement pour former les calottes de la coiffe, apte par conséquent à produire un bourgeon épidermique. Sur ce petit manchon d'épiderme intact, les bourgeons se forment exactement comme il a été dit plus haut pour les bourgeons hypocotylés : ils se disposent donc en quatre séries, alternes avec les faisceaux ligneux et libériens de la radicelle, diagonalement situées par conséquent par rapport à la racine mère. A cause de l'extrême brièveté du manchon épidermique, le premier bourgeon de chaque série peut seul se former; quand ils existent tous, il y en a donc quatre autour de chaque base de radicelle. Ces quatre bourgeons commencent les quatre séries longitudinales où se formeront plus tard sur cette radicelle les radicelles d'ordre supérieur. Ici encore, les bourgeons radicaux, bien qu'exogènes, sont donc diplostiques, quadrisériés, comme les radicelles.

Il est intéressant de remarquer, en terminant, que M. Beijerinck, après avoir constaté cette disposition par quatre des bourgeons radicaux autour de chaque base de radicelle dans le *Linaria vulgaris*, y a vu une exception à la règle ordinaire, d'après laquelle les bourgeons radicaux sont situés dans les mêmes rangées que les radicelles. Cela vient de ce que, d'après lui, les radicelles des Linaires sont sur deux rangs, tandis qu'elles sont en réalité quadrisériées. Cette prétendue exception n'est donc qu'une simple application de la règle générale, mais dans un cas particulier où, à cause de l'exogénéité des bourgeons, il est très intéressant de voir cette règle se vérifier encore.

Concluons que les bourgeons radicaux et hypocotylés, toutes les fois qu'ils sont normaux, c'est-à-dire indépendants de la formation antérieure d'un cal, sont disposés sur la racine d'après les mêmes lois que les radicelles, sur la tige d'après les mêmes lois que les racines latérales. Le plus souvent aussi ils prennent naissance à la même profondeur que les radicelles et les racines latérales, c'est-à-dire dans le péricycle, et sont au même degré endogènes; mais ailleurs, comme dans les Linaires, ils se forment dans l'épiderme, c'est-à-dire tout autrement que les radicelles et les racines latérales, et sont exogènes. Entre les bourgeons radicaux et les radicelles, la conformité de disposition est donc plus générale que la conformité d'origine.

III

Racines doubles et bourgeons doubles.

Lorsqu'on étudie comparativement chez un grand nombre de Phanérogames le lieu de formation des racines et des bourgeons sur une racine mère ou sur une tige mère, on ne manque pas d'observer de temps en temps un phénomène particulier, accidentel assurément, mais non très rare, qui, par les exceptions qu'il apporte aux règles ordinaires, est de nature à induire en erreur sur la véritable disposition de ces organes sur le membre générateur. Ce phénomène, c'est la production locale de racines doubles et de bourgeons doubles. Je l'ai signalé, pour la première fois, dans la racine des Ombellifères, il y a déjà seize ans (1), et retrouvé çà et là depuis cette époque dans les plantes les plus diverses; enfin, tout récemment, au cours de la longue série de recherches qui

(1) Ph. Van Tieghem, *Mémoire sur la racine* (*Ann. des sc. nat.*, 5e série, XIII, p. 226, 1871) et *Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes* (*Ann. des sc. nat.*, 5e série, XVI, 1872).

m'a conduit à démontrer, comme on vient de le voir, la formation quadrisériée des radicelles et des bourgeons dans les racines binaires des Phanérogames, il s'est offert à moi avec une fréquence assez grande pour que je croie utile d'attirer de nouveau sur lui l'attention des botanistes.

I. Racines doubles. — Voyons d'abord dans quelles conditions se produisent les racines doubles et quel genre de perturbations elles apportent aux règles qui président à la disposition de ces organes sur la racine s'il s'agit de radicelles, sur la tige s'il s'agit de racines latérales.

1° *Radicelles.* — Considérons en premier lieu les radicelles.

Quel que soit le nombre des faisceaux ligneux et libériens de la racine mère, pour qu'il puisse s'y produire une radicelle double, il faut d'abord que deux radicelles appartenant à deux rangées voisines prennent naissance dans le péricycle en même temps et au même niveau. Pour qu'une pareille radicelle se produise en effet, il faut ensuite et il suffit que les deux arcs de cellules péricycliques dont le cloisonnement engendre les radicelles au niveau considéré empiètent l'un sur l'autre; mais la manière dont cet empiétement a lieu et la situation qui en résulte pour la radicelle double varient suivant qu'on a affaire à la disposition isostique ou à la disposition diplostique.

Examinons d'abord le premier cas. Pour abréger, désignons par p le nombre des cellules péricycliques de la racine mère comprises dans l'arc qui sépare les milieux de deux faisceaux libériens voisins, arc qui ne dépasse pas ici 120 degrés, et par r le nombre des cellules péricycliques nécessaires pour former chaque radicelle. Si r est plus petit que p, les deux radicelles sont indépendantes et insérées en face des faisceaux ligneux : c'est le cas ordinaire et normal. Si r égale p, les radicelles sont encore distinctes, quoique se touchant par leurs bases; mais, quand elles sont enveloppées dans une poche digestive endodermique, comme il arrive le plus souvent, les deux poches ont une paroi mitoyenne Enfin, si r est

plus grand que p, les deux arcs générateurs empiètent plus ou moins l'un sur l'autre ; les cellules communes produisent par leur cloisonnement une région de tissu plus ou moins considérable qui appartient à la fois aux deux radicelles, et il en résulte une radicelle double à divers degrés. Quelquefois l'épiderme seul est commun à la base des deux radicelles, qui ont chacune au sommet leur coiffe propre, mais sont enveloppées par une poche endodermique commune. Ailleurs les radicelles ont une coiffe et une écorce communes, mais les cylindres centraux demeurent distincts, séparés latéralement par quelques assises corticales et surmontés chacun par une assise d'initiales pour l'écorce, qui dérive ainsi de deux centres de cloisonnement. Enfin, lorsque l'empiétement est plus prononcé encore, les deux cylindres centraux se confondent en un seul et la radicelle double prend tout à fait l'aspect d'une radicelle simple, à cette différence près que son cylindre central est plus large et peut contenir aussi un plus grand nombre de faisceaux ligneux et libériens.

Mais quel que soit le degré d'empiétement des arcs rhizogènes péricycliques, qu'il y ait deux cylindres centraux distincts ou un seul cylindre central, la nature double de la radicelle s'accuse toujours nettement par la nouvelle position qu'elle prend ; son axe de figure passe, en effet, non plus par un faisceau ligneux, mais suivant la bissectrice de deux faisceaux ligneux voisins, c'est-à-dire par le milieu d'un faisceau libérien. De telle sorte que, si l'on veut comprendre toutes les radicelles qu'elle peut produire, il faut tracer sur la racine mère non seulement les génératrices correspondant aux faisceaux ligneux pour relier toutes les radicelles ordinaires et simples, mais encore les génératrices correspondant aux faisceaux libériens pour contenir toutes les radicelles extraordinaires et doubles.

Plus p est petit, c'est-à-dire plus est grand dans la racine mère considérée le nombre des faisceaux ligneux et libériens du cylindre central, plus il est fréquent d'y rencontrer des radicelles doubles. En effet, chez les Dicotylédones, c'est seu-

lement dans des racines mères ayant au moins cinq faisceaux de chaque sorte que je les ai observées jusqu'ici : par exemple, le *Solanum tuberosum* m'en a montré avec cinq faisceaux, le *Solanum albidum* avec six faisceaux, le *Cucurbita maxima* avec huit faisceaux, etc. Pourtant, il y a lieu de tenir compte aussi du diamètre du cylindre central; s'il est très étroit, *p* pourra devenir plus petit que *r* avec quatre ou même avec trois faisceaux. Cette circonstance se trouve réalisée dans la racine terminale de diverses Monocotylédones; ainsi l'*Echeandia ternifolia* m'a offert des radicelles doubles sur son pivot quaternaire et le *Bulbine annuum* sur son pivot ternaire.

Lorsque trois radicelles naissent au même niveau simultanément sur trois faisceaux ligneux voisins de la racine mère, si en même temps les arcs péricycliques en voie de cloisonnement empiètent l'un sur l'autre, on obtient une radicelle triple. Lorsque l'empiétement est assez grand pour que cette radicelle triple n'ait qu'un seul cylindre central dont l'axe passe par le faisceau ligneux médian, la position de l'organe étant conforme à la règle, on n'est averti de son origine multiple que par sa largeur plus grande; il semble alors qu'on ait affaire simplement à une radicelle ordinaire plus grosse que les autres. De pareilles radicelles triples se rencontrent çà et là sur les racines latérales des Monocotylédones.

Considérons maintenant la disposition diplostique, c'est-à-dire le cas d'une racine mère binaire portant ses radicelles en quatre séries. Lorsque la déviation est de 45 degrés, ce qui rend les quatre séries équidistantes, il est rare que l'arc péricyclique générateur d'une radicelle arrive à empiéter sur celui de la radicelle voisine née au même niveau et à produire une radicelle double; il faut, en effet, pour cela qu'il dépasse 90 degrés. Le phénomène est, au contraire, assez fréquent quand la déviation est plus grande que 45 degrés, ce qui rapproche les séries deux par deux du côté des faisceaux libériens, et surtout lorsqu'elle est plus petite que

45 degrés, ce qui les rapproche du côté des faisceaux ligneux.

Les racines binaires des Ombellifères, Araliées et Pittosporées, notamment la racine terminale de ces plantes, ont leurs quatre rangées de radicellles séparées du côté des faisceaux ligneux par un arc de canaux oléifères péricycliques et souvent rapprochées deux par deux du côté des faisceaux libériens. Aussi, quand deux radicelles s'y forment au même niveau de manière à empiéter l'une sur l'autre, est-ce toujours de ce côté que l'empiétement a lieu. La radicelle double qui en résulte se trouve donc placée en face du faisceau libérien et dirigée perpendiculairement à la lame ligneuse diamétrale, sur laquelle elle insère ses vaisseaux par deux amorces parallèles. Pour contenir toutes les radicelles, il faut donc tracer ici sur la racine mère six génératrices, quatre vis-à-vis des intervalles entre les faisceaux ligneux et libériens pour les radicelles ordinaires et simples, deux vis-à-vis du milieu des faisceaux libériens pour les radicelles extraordinaires et doubles (1).

Le plus souvent c'est du côté des faisceaux ligneux que les séries de radicelles sont rapprochées deux par deux, et que se produit l'empiétement qui donne naissance aux radicelles doubles. Celles-ci sont alors situées exactement en face d'un faisceau ligneux, et insèrent leur liber à droite et à gauche sur les deux faisceaux libériens voisins. Elles affectent donc précisément la disposition qui est normale pour les radicelles isostiques. Ce retour à la première règle par voie d'exception à la seconde est bien fait pour induire en erreur; il n'a pas peu contribué sans doute à faire méconnaître l'existence de cette seconde loi. Ici, pour relier toutes les radicelles, il faut, aux quatre génératrices alternes avec les faisceaux ligneux et libériens qui contiennent les radicelles ordinaires et simples, ajouter les deux génératrices correspondant aux

(1) *Mémoire sur la racine* (*loc. cit.*, p. 226, 1871), et *Mémoire sur les canaux sécréteurs* (*loc. cit.*, p. 54, 1872).

deux faisceaux ligneux pour les racines extraordinaires et doubles. La formation des radicelles doubles est d'ailleurs d'autant plus facile et fréquente que la déviation est plus petite (Caryophyllées, Crucifères, diverses Solanées et Scrophularinées, etc.).

2° *Racines latérales.* — Toutes les fois que la tige hypocotylée conserve dans sa région inférieure à peu près complètement la structure de la racine terminale, les racines latérales qu'elle produit dans cette région après la germination y sont disposées, on l'a vu, comme les radicelles primaires sur la racine terminale. Des racines doubles s'y forment donc dans les mêmes conditions que les radicelles doubles et y sont situées de la même manière. Dans le cas de structure binaire, par exemple, elles se placent tantôt en face des faisceaux libériens (Ombellifères, Araliées, Pittosporées), tantôt en face des faisceaux ligneux (Caryophyllées, Solanées, Plantaginées, diverses Composées, etc.).

Lorsqu'elle prend tout de suite au-dessus du collet sa structure caractéristique et qu'elle produit des racines latérales dans sa région inférieure, la tige hypocotylée offre aussi çà et là des racines doubles, situées dans la bissectrice des positions affectées par les racines simples voisines (*Impatiens*, *Cucurbita*, etc.).

Enfin la tige épicotylée, même dans sa région adulte, présente aussi çà et là le même phénomène. Dans les Cucurbitacées, par exemple, où les racines latérales se forment sur le flanc de chaque faisceau libéroligneux, s'il s'en fait deux en même temps au même niveau, l'une sur le flanc droit d'un faisceau, l'autre sur le flanc gauche du faisceau voisin, il arrive parfois que le rayon médullaire qui sépare les deux faisceaux est assez étroit pour que les deux méristèmes se confondent en un seul sur la ligne médiane et produisent une racine double insérée exactement en face du rayon.

C'est encore au phénomène dont il est ici question qu'il faut rattacher la formation de ces racines concrescentes ou

multiples qui constituent, comme on sait, les tubercules des *Orchis*, *Ophrys*, etc.

II. Bourgeons doubles. — On a vu plus haut que les bourgeons radicaux et hypocotylés, toutes les fois qu'ils sont normaux, c'est-à-dire indépendants de la formation préalable d'un cal, sont disposés sur la racine mère comme les radicelles, sur la tige hypocotylée comme les racines latérales de cette tige. Presque toujours aussi ils naissent, comme les radicelles sur les racines latérales, dans le péricycle de la racine ou de la tige mère ; seules jusqu'à présent les Linaires font exception à cette règle, les bourgeons y étant exogènes.

Les bourgeons radicaux et hypocotylés endogènes prenant naissance dans le membre générateur précisément aux mêmes points et de la même manière que les radicelles et les racines latérales, il est à croire que les conditions qui provoquent la formation des radicelles doubles et des racines doubles, à savoir la production simultanée au même niveau de deux organes appartenant à deux séries voisines, jointe à l'empiétement des arcs péricycliques destinés à former ces deux organes, détermineront aussi l'apparition des bourgeons doubles. C'est, en effet, ce que j'ai observé à plusieurs reprises, notamment dans des plantes à racine binaire portant leurs bourgeons radicaux, comme leurs radicelles, en quatre rangées longitudinales rapprochées deux par deux en face des faisceaux ligneux (*Alliaria officinalis*, *Anemone pensylvanica*, etc.). Ces bourgeons doubles sont insérés exactement en face des faisceaux ligneux et sont, par conséquent, compris dans les mêmes séries supplémentaires que les radicelles doubles. Il faut même remarquer qu'un bourgeon exigeant en général pour se constituer un arc péricyclique plus large qu'une radicelle, l'empiétement sera plus facile et par suite la formation de bourgeons doubles relativement plus fréquente que celles des radicelles doubles. Plusieurs fois, en effet, j'ai observé, sur une racine mère, deux radicelles simples naissant côte à côte au même niveau, tandis qu'au-dessus ou au-dessous

d'elles les deux bourgeons correspondants étaient confondus en un bourgeon double au milieu de l'intervalle.

De tout ce qui précède il résulte que la production possible de racines doubles et de bourgeons doubles doit être toujours présente à l'esprit de l'observateur qui se propose d'étudier la disposition des racines et des bourgeons sur leur membre générateur.

RECHERCHES

SUR

QUELQUES GLANDES ÉPIDERMIQUES

Par M. Paul VUILLEMIN.

INTRODUCTION

Les échanges entre les tissus d'une feuille et le milieu extérieur s'opèrent par deux voies distinctes : par les stomates, par la surface des cellules épidermiques. En d'autres termes, les produits destinés à être rejetés de l'organisme sont déversés, tantôt dans des méats en communication avec l'atmosphère, tantôt directement des cellules au dehors. Ces produits sont gazeux ou liquides, et dans cette dernière catégorie nous comprenons les substances solidifiables au contact de l'air.

Les plantes des steppes, des déserts, ont une transpiration très abondante, mais presque exclusivement méatique. Le nombre des orifices s'accroît au point de cribler l'épiderme de stomates presque confluents; mais en même temps la cuticule s'épaissit; d'autres dispositions, telles que le développement des poils mécaniques ou des revêtements imperméables, s'ajoutent pour supprimer la transpiration directe par les membranes épidermiques. La transpiration se fait surtout dans l'atmosphère confinée qui remplit les méats. Les parois cellulaires s'épaississent au contact de ces lacunes; quelques-unes sont même cutinisées. Les produits de désassimilation s'accumulent en conséquence à l'intérieur des cellules; ils s'organisent généralement sur place, et l'on a souvent constaté l'abondance des cristaux chez les plantes des stations arides.

Mais les dérivés de l'activité vitale ne sont pas toujours

adaptés à un rôle utile au sein de l'organisme ; ils deviennent nuisibles ou gênants par leur excès, et les solutions salines, arrêtées par l'épaisseur des membranes au contact des méats, sont rejetées par des appareils spéciaux. Nous avons étudié ces organes excréteurs dans la feuille des Plombaginées, des Frankéniacées, des Tamariscinées; toutes les plantes examinées nous en ont montré la constance dans les trois familles.

I

Plombaginées.

Les glandes excrétrices des Plombaginées rejettent au dehors tantôt un liquide qui s'évapore sans laisser de trace, tantôt une matière gluante, tantôt une solution qui dépose à l'air, soit un bouchon calcaire limité à chacune d'elles, soit une croûte plus ou moins confluente qui s'étale sur l'épiderme entier. Les concrétions calcaires sont connues de temps immémorial, mais les glandes qui les produisent ont été décrites plus tard ; leur structure, examinée pourtant avec soin dans ces dernières années, était encore incomplètement connue. On remarque même dans les résultats les plus récents une discordance qui appelait de nouvelles recherches.

On trouvera la bibliographie de cette question dans le récent mémoire que M. Maury a consacré à l'étude des Plombaginées (1). Nous devons une première description de ces glandes à M. Licopoli (1865). D'après cet auteur, l'appareil serait réduit à quatre cellules. Les travaux de MM. de Bary, Volkens, Woronine, ont révélé une plus grande complication ; M. de Bary a fort bien vu qu'il y a huit cellules sécrétrices, et M. Volkens a établi la présence générale de quatre cellules annexes interposées entre ces dernières et le parenchyme.

(1) P. Maury, *Études sur l'organisation et la distribution géographique des Plombaginées* (*Ann. sc. nat.*, Bot., 7e sér., t. IV, 1886).

M. Maury a ajouté à ces données une importante observation physiologique : sur les plantes cultivées dans un endroit sec, le produit calcaire s'élève en un mince filament comme s'il s'étirait dans une filière. M. Maury aurait pu tirer de cette remarque un grand parti, mais il n'a pas cru devoir se préoccuper des observations morphologiques des auteurs allemands, qui semblaient en contradiction avec ses curieuses expériences; il s'en est tenu à la description de M. Licopoli, qui seule paraissait en donner l'explication. Pour M. Maury, comme pour le savant italien, l'appareil glandulaire se compose seulement de quatre cellules; les éléments s'écartent et le produit de sécrétion déversé dans le méat est comprimé et expulsé à travers l'étroit orifice de cette cavité intercellulaire. Le cercle interne, considéré par ses devanciers comme l'insertion des cloisons interposées aux deux rangs de cellules sécrétrices, ne serait que la projection du méat dilaté au centre.

En somme, les botanistes sont partagés en deux camps au point de vue de la structure des glandes. Deux opinions opposées sur le fonctionnement de l'appareil correspondent à ces vues morphologiques. D'après MM. de Bary, Volkens, Woronine, le liquide calcifère se déverse au dehors par un simple phénomène osmotique, grâce à l'extrême délicatesse des cellules glandulaires. Pour MM. Licopoli et Maury, le produit de sécrétion s'amasse dans un méat résultant de l'écartement des quatre cellules glandulaires, et il est rejeté au dehors par suite de la tension des cellules, qui restent toujours unies à leur partie inférieure. La première opinion s'accorde difficilement avec l'observation de M. Maury; nous verrons que la seconde est incompatible avec un détail morphologique jusqu'à présent ignoré.

L'existence des huit cellules sécrétrices est facile à vérifier; cependant leurs membranes, très délicates, se dissolvent dans bien des réactifs, et notamment dans la potasse bouillante, si généralement employée pour délaminer les épidermes. Les cellules annexes persistent alors, et leurs bords sont marqués par des arêtes résistantes et cutinisées, qui se réunissent à la

base de la glande. Ces arêtes (pl. IV, fig. 10, *b*) sont légèrement carénées et pourvues de deux expansions latérales, exactement appliquées sur la commissure qui sépare les cellules annexes. Ces dernières forment donc une barrière ininterrompue entre les cellules glandulaires, d'une part, le parenchyme et l'épiderme, de l'autre; et aucune substance ne passe de ceux-ci dans celles-là sans l'intermédiaire des cellules annexes. Les arêtes cutinisées ont une disposition assez constante dans les divers genres de la famille : chacune d'elles comprend une portion latérale et une portion profonde. La portion latérale forme un angle à sinus dirigé vers l'intérieur de la glande; les quatre segments profonds, disposés en croix, sont presque dans un plan parallèle à la surface de l'épiderme. Les glandes réduites à leur squelette répondent aux dessins qu'en a donnés M. Maury : si deux arêtes sont situées de chaque côté, l'arête antérieure et l'arête postérieure opposent leur concavité et simulent un canal médian (fig. 12). Les sacs formés par les cellules annexes correspondent aux espaces considérés par M. Maury comme le résultat d'un décollement.

Nous avons examiné de nombreux représentants des divers genres de la famille, et nous avons toujours trouvé les glandes formées des mêmes parties constitutives. Quelques types sont particulièrement favorables à l'étude, en raison de l'exagération de certains caractères; tels sont les *Limoniastrum*, dont une espèce, *Limoniastrum monopetalum*, a donné lieu déjà à plusieurs descriptions détaillées. En présence des conclusions contradictoires auxquelles elle avait amené les auteurs des plus récents travaux, cette espèce a dû fixer de nouveau notre attention. N'ayant jamais rencontré de concrétion calcaire à l'intérieur des glandes, nous observions cette plante avec un intérêt spécial, puisque M. Maury en avait dit : « A quelque âge qu'on observe ces organes dans le *Limoniastrum monopetalum*, on les trouve toujours pleins de substance calcaire, dont on ne peut les débarrasser complètement par les acides sans altérer les tissus, ce qui ne permet pas de les connaître exactement » (*loc. cit.*, p. 59). Nous ignorons quelle technique

a suivie M. Maury pour arriver à une telle conclusion. L'acide chlorhydrique concentré décompose tout le calcaire sans modifier l'aspect des cellules ; et l'action consécutive de l'hypochlorite de soude, en détruisant le protoplasma, dégage entièrement les membranes.

Sans recourir au rasoir, un procédé bien simple permet de vérifier l'absence de toute substance calcaire concrète à l'intérieur de la glande. On fait bouillir un fragment de feuille dans la potasse ; cette action, même prolongée, ne modifie pas le produit calcaire. L'épiderme est facilement dissocié, et chaque glande isolée reste adhérente à la masse excrétée. La macération a fait disparaître les délicates cloisons qui séparaient les cellules glandulaires ; mais les cellules annexes persistent souvent avec les arêtes cutinisées qui les soutiennent et les séparent. En examinant cette sorte de squelette (fig. 11, 12, 13), nous voyons la glande entièrement vide, tandis que le calcaire en recouvre la face externe. La concrétion moulée sur les diverticules du puits qui précède la glande, comme l'a fort bien compris et figuré M. Woronine, se compose de deux parties unies par un étranglement ; la partie externe s'étale en parasol sur l'épiderme ; l'interne quadrilobée rappelle assez la forme de la glande elle-même, ce qui explique la vieille opinion de M. Licopoli.

Cette préparation si simple démontre, outre l'absence de calcaire solidifié entre les éléments sécréteurs, l'existence réelle des cellules annexes et leur union intime avec la glande qui les entraîne dans les dissociations ; mais elle ne saurait nous donner une idée complète de la glande, puisque les cloisons les plus minces ont disparu. On fera bouillir les feuilles dans l'eau, ou bien on les traitera à froid par l'hypochlorite de soude ou par l'acide chlorhydrique, et l'on détachera l'épiderme à la suite de la macération. Certaines glandes ne sont pas recouvertes par le calcaire ; dans d'autres, la concrétion se détache aisément après l'action de l'eau bouillante. On complétera cette étude par des coupes soumises, comme les épidermes isolés, à divers réactifs.

Sur une coupe transversale (fig. 6) on voit six cellules séparées par des cloisons obliques très minces. Ce sont quatre cellules glandulaires flanquées de deux cellules annexes. Les délicates cloisons cellulosiques qui s'étendent entre ces dernières et les éléments sécréteurs sont presque toujours masquées au moins en partie par les arêtes cutinisées dont il a été fait mention plus haut. Généralement, les cellules glandulaires affleurent seules à la surface de la feuille, car les cellules annexes sont enfoncées entre la glande et les portions adjacentes de l'épiderme; pourtant dans les *Limoniastrum* les cellules annexes ont une face libre. Il est vrai que la glande est précédée d'un puits au fond duquel s'ouvrent quatre diverticules. La surface libre des cellules annexes, formant le plancher de ces dilatations profondes, est protégée par les cellules épidermiques qui les surplombent. Le puits et ses culs-de-sac sont remplis de calcaire.

La partie superficielle des cellules glandulaires se distingue des autres parois par une cutinisation totale; du moins le chloro-iodure de zinc, qui colore en bleu une couche épaisse dans les cellules épidermiques, donne-t-il à la plaque qui recouvre les glandes une teinte uniformément jaune; un revêtement imperméable s'oppose donc à une simple exsudation du liquide calcifère à travers la membrane.

La plaque cutinisée s'observe aisément sur un épiderme détaché. Le *Statice tatarica* est particulièrement recommandable pour cette étude; la profondeur du puits qui précède la glande, égale à peu près l'épaisseur de l'épiderme, et la plaque se trouve au niveau de la face profonde de cette assise; un raclage mené avec précaution enlève, avec le parenchyme, un certain nombre de glandes en laissant en place la cuticule. Sous l'influence du chloro-iodure, l'épiderme forme une lame violette interrompue par des disques jaunes correspondant aux glandes. Chaque disque (fig. 7) laisse encore distinguer l'impression de deux cloisons cruciales et de quatre cloisons disposées en losange. La surface est ainsi partagée en quatre triangles rapprochés du centre, et quatre trapèzes voisins de

la périphérie. Ces figures correspondent aux huit cellules sécrétrices.

Chaque triangle est muni en son milieu d'un petit trou rond, comme taillé à l'emporte-pièce et mesurant environ deux tiers de μ. La cuticule est interrompue à ce niveau, et l'on n'y voit pas de membrane cellulosique. Peut-être existe-t-il une mince cloison insensible au chloro-iodure de zinc, et analogue par sa nature, mais entièrement opposée par son origine à la couche primitive qui persiste au niveau des ponctuations dans beaucoup de membranes cellulosiques. Les recherches de M. Baranetzki (1) ont montré la fréquence de cette disposition, sans élucider toutefois la composition de cette mince lamelle, qui se comporte autrement que la cellulose à l'égard des réactifs. Il n'est guère possible de se prononcer entre cette hypothèse et celle de l'absence de toute membrane cellulosique. Chez un grand nombre d'animaux invertébrés, on connaît des glandes épidermiques unicellulaires, dont le produit filtre à travers la couche membraneuse du protoplasma, et s'échappe par un canal creusé dans la cuticule.

Nous avons retrouvé la même disposition dans diverses espèces, notamment : *Statice gummifera*, qui n'excrète qu'un liquide gluant; *Statice Limonium*, *imbricata*, *graminifolia*; *Acantholimon tenuiflorum*, *armenum*; *Armeria latifolia*; *Valoradia abyssinica*, *plumbaginoides*; *Plumbagella micrantha*; *Plumbago europæa*; *Vogelia africana*, etc. Cet orifice, véritable canal excréteur, creusé dans la cuticule, assure la sortie des produits d'élimination sans entraîner un excès de transpiration. Si la substance excrétée est solidifiable à l'air, elle forme, à l'orifice de cette filière composée, de minces fibrilles qui s'agglutinent comme les fils de l'araignée et présentent aussitôt une dimension appréciable.

Des huit cellules glandulaires, quatre seulement sont excrétrices; les deux rangées se ressemblent pourtant par leur

(1) Baranetzki, *Ann. des sc. nat.*, Bot., 7e sér., t. IV, 1886.

contenu sombre et finement granuleux, qui les distingue nettement des cellules annexes et des éléments épidermiques ou corticaux. Les échanges s'effectuent facilement entre elles, grâce à la minceur de leurs cloisons. Les quatre cellules sécrétrices externes communiquent aussi aisément avec les cellules annexes, par osmose à travers des parois également minces; mais elles sont isolées par ces dernières des autres tissus de la feuille. Les arêtes cutinisées (*b*), que nous avons déjà mentionnées, empêchent toute communication entre les cellules du parenchyme et les cellules glandulaires, dans l'interstice qui sépare les cellules annexes, et; en assurant une soudure exacte de ces dernières, préviennent un écartement et une formation de méats à leur niveau. Dans les espèces où les cellules annexes sont très développées et soudées latéralement sur une partie de leur étendue, comme chez le *Limoniastrum Guyonianum*, une plaque cuticulaire (fig. 1, *c*) pénètre entre elles et se bifurque sur leur face externe, de manière à prévenir tout décollement des parois et toute fausse route des produits de filtration. Les cellules annexes sont en rapport avec les cellules épidermiques et avec les cellules parenchymateuses; elles sont l'intermédiaire obligé entre les tissus et la glande; à cet égard, elles se comportent comme les cellules basilaires des poils glanduleux. Elles en sont d'ailleurs les homologues, comme la glande tout entière est l'équivalente morphologique d'un poil.

Les cellules annexes correspondent au pied; les cellules sécrétrices à la tête d'un poil glanduleux, mais d'un poil qui a subi un raccourcissement extrême. Pour donner les éléments sécréteurs, les quatre cellules basilaires nées de l'initiale par deux cloisonnements en croix se sont divisées par des parois obliques, et la partie active ne dépasse pas le niveau de l'épiderme; au contraire, l'appareil débordé par les cellules voisines est en quelque sorte rentré dans la profondeur des tissus. Ainsi se trouve réalisée une disposition analogue à celle des glandes épidermiques des animaux : l'organe sécréteur plonge dans les tissus dont il doit emprunter les produits pour les

rejeter au dehors. C'est donc un poil par sa nature et par son origine, une glande par sa structure définitive et par ses fonctions; c'est un organe d'une plante amené par adaptation à simuler les organes qui, chez les animaux, sont consacrés à une fonction équivalente.

Les cellules parenchymateuses prennent une disposition en palissade et les méats sont très réduits au niveau de la glande (fig. 4). Les cellules annexes, dans la portion unie à l'épiderme, ont souvent une plus grande épaisseur que dans la portion profonde. On y distingue (fig. 1, de *f* à *g*), après l'action du chloro-iodure de zinc, de nombreuses ponctuations demeurées incolores, tandis que le reste de la membrane est bleu, sauf sur les commissures et sur la face supérieure cutinisées. La figure 1 montre ces ponctuations en abondance, de face et en coupe. La face profonde des cellules annexes est aussi ponctuée; mais on ne l'a pas figurée pour éviter la confusion. Les cellules épidermiques sont ponctuées sur leurs faces latérales (fig. 6), comme sur leur face profonde (fig. 5); les ponctuations, presque uniformément répandues sur les premières, sont groupées sur la seconde dans des aires arrondies où la cellulose est légèrement amincie (fig. 5). Ces aires correspondent à l'insertion des cellules parenchymateuses; les aires opaques aux méats intercellulaires. Dans quelques espèces, comme le *Statice tatarica* (fig. 8), l'épiderme a des cloisons très épaisses munies de ponctuations nombreuses; les ponctuations se retrouvent à la face inféro-interne des cellules en contact avec les cellules annexes (fig. 8, *h*). Les éléments parenchymateux possèdent aussi de nombreuses ponctuations sur leurs faces de contact et à leur insertion avec les cellules annexes. Elles en sont, au contraire, dépourvues dans les portions qui limitent les méats intercellulaires.

L'ensemble des cellules de l'épiderme et du parenchyme forme de la sorte une masse de tissu étendue des vaisseaux aux orifices des glandes, isolée des méats par des cloisons cellulosiques épaisses; les divers éléments qui la composent communiquent entre eux par des ponctuations où la mem-

brane très mince ne se colore plus par le chloro-iodure de zinc.

Les cellules épidermiques, réservoir d'eau particulièrement nécessaire aux espèces des déserts et des steppes, sont remarquablement protégées contre l'évaporation directe; une cuticule épaisse, souvent munie de saillies verruqueuses ou linéaires, s'oppose à la transpiration; de plus, leur face profonde est garantie contre l'appel, qui doit être très énergique au niveau des stomates, par une *cuticule interne*. Cette cuticule, très généralement répandue, est interrompue au niveau des chambres hypostomatiques (fig. 2 et 3), tandis qu'elle est fenêtrée dans le reste de son étendue; les solutions de continuité correspondent à l'insertion des cellules parenchymateuses; elles peuvent être assez régulières : *Acantholimon armenum, tenuiflorum; Statice graminifolia* (fig. 9), et la portion purement cellulosique de la membrane épidermique présente à ce niveau une ou deux ponctuations, parfois un nombre plus élevé. De là vient que les portions insensibles au chloro-iodure de zinc sont groupées en petits amas à la face profonde de chaque cellule épidermique (fig. 5). Ailleurs la cuticule est irrégulièrement laciniée (fig. 2), de manière à pénétrer dans tous les interstices où la membrane épidermique limite un méat. Mais, dans tous les cas, elle s'interrompt complètement sous les glandes (fig. 2 et 4), ou du moins elle y est uniquement représentée par les arêtes qui en forment le squelette. On voit nettement (fig. 2) les prolongements de la cuticule profonde venir s'insérer à la base des arêtes.

La cuticule ne forme pas de murs entre les cellules épidermiques; pourtant, elle s'insinue dans les angles qui les séparent, sous forme de petites colonnettes (fig. 3) tout à fait comparables aux arêtes des glandes, et qui unissent les deux cuticules interne et externe. Ces expansions s'élargissent en dehors et en dedans; et sur la cuticule interne on voit souvent des lignes transversales ou obliques, gravées sur les bandelettes et correspondant à l'insertion des piliers.

Outre ces impressions, la cuticule profonde, aussi bien que la cuticule externe, est munie d'ornements qui lui sont

propres. Ces derniers, sans présenter une aussi grande complication que ceux de la surface libre, varient d'une espèce à l'autre; et dans une seule plante ils sont plus développés dans les portions continues qui tapissent les chambres gazifères des stomates. Ce sont de gros tubercules très rapprochés et un peu oblongs dans le *Statice Limonium*, plus petits et arrondis chez les *Limoniastrum Guyonianum* et *monopetalum; Armeria latifolia; Statice imbricata, graminifolia; Acantholimon tenuiflorum*, etc.; la cuticule interne se réduit à un réseau délicat, transparent, presque lisse, modifiant à peine la coloration bleue de la cellulose sous l'influence du chloro-iodure, chez les espèces à feuilles minces comme le *Plumbagella micrantha;* nous ne l'avons même plus distinguée chez les *Plumbago europæa, Valoradia Larpanthæ* et *abyssinica*, etc.

La transpiration directe des cellules épidermiques se trouve donc enrayée, mais la transpiration du parenchyme dans les méats est énorme; les feuilles des Plombaginées sont, en effet, pourvues d'abondants stomates sur les deux faces. Nous en avons compté jusqu'à deux cents par millimètre carré chez le *Statice latifolia*, et le nombre n'en est guère inférieur chez les espèces les plus manifestement xérophiles, comme les *Limoniastrum* et *Acantholimon*. On ne peut donc pas dire que la plante, au moins dans la période de croissance et d'épanouissement des feuilles, use avec parcimonie de l'eau contenue dans la terre, comme l'admet M. Volkens; au contraire, elle est capable d'exhaler une grande quantité de vapeur par l'entremise de ses espaces intercellulaires, puisque les stomates se comptent par centaines de millions dans un individu. Cette activité même de la transpiration entraîne une concentration croissante des sels dissous dans le suc cellulaire. Les cloisons épaisses interposées entre les cellules et les méats sont des filtres laissant passer seulement les gaz et la vapeur d'eau. A côté de la *circulation lacunaire* qui transmet les gaz des cellules aux fentes stomatiques, il y a une *circulation intracellulaire*, grâce à laquelle les solutions salines filtrent à travers les ponctuations et passent des diverses cellules ou

des vaisseaux à l'épiderme en subissant une concentration proportionnelle à la transpiration méatique.

Le rôle des glandes épidermiques est tout indiqué par ces considérations. Elles ne sont pas seulement destinées à remédier à l'insuffisance de la vaporisation et au défaut d'équilibre entre l'absorption d'eau par les racines et la transpiration. La structure des Plombaginées rend un tel danger imaginaire. Ce sont bien pourtant des soupapes de sûreté; mais elles s'opposent seulement à l'encombrement des cellules par les solutions salines que l'épaisseur des membranes exclut des espaces intercellulaires.

Les divers produits liquides ou gazeux éliminés par la cellule sont partagés en deux groupes par un procédé d'une grande simplicité : la paroi des cellules assimilatrices se répartit en deux tamis d'épaisseur et de pouvoir osmotique différents, dont l'un déverse certaines substances au dehors par l'intermédiaire des méats et des stomates, tandis que le second, plus mince, en laisse passer d'autres dans les cellules voisines et progressivement jusqu'aux orifices glandulaires. A un point de vue général, ces deux actes mériteraient également d'être envisagés comme des excrétions; ils ne diffèrent pas de nature. Toute cellule vivante, par cela même qu'elle fait un choix entre les substances absorbées, pour assimiler les unes, expulser les autres, est un élément sécréteur, glandulaire; le rejet de l'acide carbonique, résidu de la respiration, de l'oxygène ou de la vapeur d'eau, résidus du fonctionnement de la chlorophylle, est une excrétion aussi bien que l'élimination des dérivés plus complexes de l'activité du protoplasma. C'est dans ce sens que Bichat disait : « Les fonctions de la vie organique se composent d'une succession habituelle d'assimilation et d'excrétion. » Mais dans la pratique nous rattachons l'excrétion à des organes spéciaux, différenciés et adaptés à cette fonction; voilà pourquoi nous n'appelons pas le parenchyme vert une glande, ni les méats intercellulaires un canal excréteur, bien qu'on ne puisse leur refuser une telle valeur au point de vue de l'anatomie générale. Pour éviter

toute confusion, nous limiterons le terme transpiration à l'exhalation à travers les stomates ou les cellules épidermiques ordinaires, et nous réserverons le mot excrétion à la filtration glandulaire.

Dans quelques Plombaginées les membranes cellulaires sont assez minces; alors une soudure plus intime s'établit entre les éléments du parenchyme, et les méats diminuent d'étendue. Dans le *Plumbagella micrantha*, par exemple, les cellules en palissade ont des parois délicates intimement soudées entre elles. Sur une coupe transversale de feuille, qui est parallèle au grand axe des éléments palissadiques, les parois longitudinales de ces éléments se montrent régulièrement plissées comme les cadres épaissis de l'endoderme; mais ces plissements existent dans tout le pourtour et, vus de face, ressemblent assez à ceux d'une lanterne vénitienne; toutefois, chaque pli est court, et, considéré isolément, occupe rarement plus de la demi-largeur de la cellule. Les stomates sont relativement peu nombreux sur la face ventrale où sont développées les palissades, en sorte que cette portion de la feuille est plus spécialement affectée à l'excrétion. De plus, les glandes du *Plumbagella micrantha* sont au niveau de l'épiderme et en dépassent même un peu la surface.

Chez la plupart des espèces nettement désertiques, au contraire, tous les observateurs s'accordent à reconnaître que les glandes s'enfoncent dans les tissus et sont accompagnées de plusieurs dispositions capables de diminuer leur fonctionnement. Sans revenir sur ce point suffisamment connu, nous renverrons seulement le lecteur à nos figures 1, 11 et 12; on y voit le puits profond et ramifié qui précède les glandes des *Limoniastrum* et le bouchon calcaire maintenu au-devant de leur orifice. Le produit excrété devient ailleurs confluent et encroûte toute la surface d'un épais revêtement chez le *Bubania Feei*, où chaque concrétion s'est d'abord moulée, comme chez le *Limoniastrum*, dans un puits muni de quatre cæcums. Il est clair que les fonctions de la feuille se trouvent enrayées par ces formations, quand toute la surface disparaît

sous un manteau imperméable et opaque. Mais d'habitude les stomates restent plus longtemps découverts que les glandes, et ces dernières sont impuissantes à modifier la transpiration.

Les diverses dispositions destinées, selon les auteurs, à agir sur la transpiration, agissent bien plutôt sur l'excrétion, fonction importante par elle-même, destinée non pas à suppléer ou à régler la transpiration, mais à la compléter. Malgré leurs dimensions capillaires, les orifices excréteurs, en établissant une communication bien plus directe entre l'atmosphère et les éléments vivants que ne le font les stomates, peuvent devenir redoutables dans les milieux arides. Voilà, sans doute, l'origine des dispositions si bien décrites par M. Volkens chez les espèces xérophiles. Les poils protecteurs à parois épaisses, à cavité presque oblitérée, sont fréquemment disposés en couronne autour de la glande, et leurs sommets convergent au-dessus de l'organe.

Dans le *Statice latifolia* les poils sont constamment en rapport avec les glandes; mais ils ne forment pas toujours un cercle complet; la couronne est interrompue en un ou deux points par une cellule épidermique ordinaire, ou bien les poils ne se forment que d'un côté de la glande (fig. 13, glande de gauche); ils peuvent se réduire à l'unité ou même faire entièrement défaut (fig. 13, glande de droite). Ces divers types coexistent sur un même épiderme, séparés par quelques cellules seulement. Le but auquel semblait adaptée la couronne de poils dans le *Statice elata* est donc bien imparfaitement atteint chez le *Statice latifolia*. Mais cet exemple, en infirmant la valeur de l'explication téléologique proposée pour les poils unis aux glandes, donne d'utiles renseignements sur l'origine de cette disposition. Sur notre figure 13, les cellules épidermiques voisines de la glande ont des cloisons parallèles à cette dernière; mais ce cloisonnement très inégal est, dans la glande de gauche, beaucoup plus accusé du côté des poils, tandis qu'il est nul dans la glande de droite où les poils font entièrement défaut. La glande semble donc déterminer dans cer-

taines conditions une hypertrophie des éléments voisins; cette action se manifeste par l'épaississement et l'allongement en poils des cellules contiguës et par la segmentation des cellules placées plus loin dans la même direction. Une influence commune détermine le cloisonnement des cellules épidermiques et la production des poils, puisque les deux phénomènes se montrent simultanément et concordent aussi dans leur régression. Quelle est la nature de cette influence? La glande, née de bonne heure et fixée dans sa taille, forme en quelque sorte une solution de continuité dans l'épiderme susceptible de croissance; elle se comporte donc à certains égards comme une surface libre ou comme un corps étranger, en un mot comme une cause d'irritation. Si nous envisageons, d'autre part, l'activité particulière que les cellules voisines doivent à l'afflux de substances déterminé par le fonctionnement même de la glande, nous trouverons réunis les éléments d'une croissance excessive de ces cellules. Le cloisonnement de l'épiderme et le développement de poils au contact de la glande indique donc une réaction naturelle de l'organisme, provoquée par la glande elle-même. C'est de la même façon que, sur les urnes d'Orthotric, les cellules épidermiques entourant les stomates s'allongent au-dessus du puits et se cloisonnent tangentiellement à la surface de l'épiderme. Le *Statice latifolia* indique ainsi l'origine de l'apparition des poils. Adaptés à un rôle important, ces organes se sont maintenus et fixés dans quelques espèces où ils protègent évidemment l'orifice des glandes; tandis qu'ailleurs ils se montrent comme une conséquence de la structure de l'épiderme et non comme une condition de son bon fonctionnement.

Les glandes des Plombaginées éliminent les produits de désassimilation que n'admettent pas les méats intercellulaires. L'abondance de ces produits et leur accumulation dans les cellules ont pour origine, d'une part, l'excès de la transpiration, d'autre part, l'épaisseur des membranes au contact des méats. Au reste, les matières excrétées sont exclues des méats par des procédés divers dans la plupart des plantes à stomates; et c'est

par une rare exception que plusieurs Mousses, par exemple, obstruent leurs espaces intercellulaires et leurs chambres hypostomatiques par une substance résineuse. Dans les plantes où les excrétions sont expulsées dans des méats, ceux-ci, canaux ou poches oléifères, prennent une forme spéciale et sont soigneusement isolés de la cavité générale où circulent les gaz et vapeurs avant d'arriver aux stomates. Les cellules qui bordent ces réservoirs ont des parois bien plus minces que les autres cellules limitantes des méats; les éléments parenchymateux sont probablement, comme chez les Plombaginées, en communication réciproque par des ponctuations ayant les mêmes propriétés osmotiques que toute la membrane des cellules glandulaires; tandis que les cloisons qui isolent les tissus des méats laissent passer seulement les gaz et la vapeur d'eau. On sait aussi que les cellules laticifères à parois épaisses sont souvent munies de ponctuations très apparentes; ce sont alors des réservoirs intracellulaires disposés au sein même de l'appareil où circulent les produits de désassimilation auxquels les méats sont inaccessibles. Enfin, l'épiderme lui-même laisse souvent exsuder de la cire ou de la résine. Parfois, le premier de ces corps se montre sous forme de bâtonnets ou de filaments. Nous ne doutons pas de l'existence corrélative de canalicules creusés dans le revêtement cuticulaire.

Toutes ces dispositions, si répandues dans le règne végétal, ont un but commun : débarrasser les cellules des déchets de l'activité vitale sans encombrer le système des méats, et assurer une double filtration, par les cloisons épaisses qui bordent les espaces intercellulaires et par les ponctuations en creux qui permettent une circulation intracellulaire aux substances exclues de la cavité gazifère.

Ce qui est particulier aux Plombaginées, c'est que les produits excrétés, au lieu d'être séquestrés dans certains éléments de la plante (cellules ou poils glanduleux), ou dans des cavités spéciales (poches ou canaux sécréteurs), sont rejetés par l'épiderme, non point par toute la surface, car la minceur générale de la cuticule, comme la présence de nombreuses

solutions de continuité, est incompatible avec l'habitat ordinaire des plantes de cette famille, mais au niveau de certaines cellules différenciées en véritables glandes.

Nous retrouvons, d'ailleurs, une disposition semblable dans quelques familles adaptées au même genre de vie.

II

Frankéniacées.

Nous avons examiné quinze espèces du genre *Frankenia*, qui compose à lui seul la famille, et toutes nous ont offert sur leurs feuilles des glandes analogues à celles des Plombaginées, mais distinctes par la simplicité plus grande de leur structure.

L'initiale épidermique qui leur donne naissance subit une seule partition perpendiculaire à la surface de l'épiderme, et non pas deux comme dans les glandes de la précédente famille; chaque cellule se divise par une cloison oblique en une cellule annexe et une cellule sécrétrice. Les deux cellules sécrétrices sont séparées par une cloison mince; les cellules annexes ont des parois plus épaisses et ponctuées comme celles de l'épiderme. L'épaississement existe même sur la cloison oblique qui les sépare des cellules glandulaires. Les cellules annexes continuent directement les cellules épidermiques, dont elles reproduisent la structure; elles sont seulement plus étroites et placées à un niveau un peu plus profond; leur coupe est un triangle à côtés convexes (fig. 16); aux deux bouts elles s'appliquent largement l'une sur l'autre; mais, au milieu, elles ne se touchent plus que par la base (fig. 17); elles forment ainsi une sorte de cupule où se loge l'appareil glandulaire. Celui-ci se trouve, comme celui des Plombaginées, isolé de l'épiderme et du parenchyme. Dans la partie profonde et médiane de la glande, où les cellules sécrétrices s'enfoncent comme un coin entre les cellules annexes, les membranes épaisses de ces dernières se rejoignent à la base et couvrent ce point faible d'une arête imperméable.

La disposition, la structure générale, le fonctionnement, la valeur morphologique de ces glandes, permettent de les assimiler à celles des Plombaginées et par conséquent de les envisager comme des poils contractés. L'analogie se poursuit dans l'existence d'une plaque cuticulaire sur la surface libre des cellules sécrétrices. Cette plaque est assez mince et perforée d'un grand nombre de petits trous, surtout au voisinage de la commissure médiane. Les orifices excréteurs, encore plus petits que chez les Plombaginées, dépassent rarement un demi μ.

Les coupes transversales et longitudinales sont indispensables pour bien élucider la structure de ces glandes; on comprend, en effet, d'après notre description, que, vues de face, elles simulent assez bien l'aspect d'un stomate (fig. 14). Les contours anguleux des cellules sécrétrices ressemblent au fond d'un puits prostomatique; les contours arrondis des cellules annexes, à la limite externe des cellules de bordure; il n'est pas jusqu'au bord interne de ces cellules qui, par son épaississement et son léger écartement central, ne puisse en imposer pour l'orifice et les arêtes d'un stomate. Un peu d'attention suffit pour éviter une telle confusion; mais on conçoit qu'un examen superficiel laisse passer ces organes inaperçus. Tel est du moins le seul motif plausible de l'absence de toute donnée à leur égard, bien que la famille des Frankéniacées et l'épiderme de ses feuilles en particulier aient attiré l'attention d'observateurs distingués.

La sécrétion, généralement calcaire et solidifiable, que les glandes déversent à la surface des feuilles est pourtant bien connue. M. Vesque n'a pas laissé échapper ce caractère important; il en a seulement méconnu l'origine. Il indique dans les caractères de la famille, outre les poils méçaniques unicellulés simples, des « *poils glanduleux, de même forme*, engainés dans une concrétion granuleuse blanche (1) »; et plus loin, après avoir mentionné les poils mécaniques, cylindriques,

(1) J. Vesque, *Contributions à l'histologie de la feuille des Caryophyllinées* (*Ann. sc. nat.*, Bot., 6ᵉ sér., t. XV, p. 119).

arrondis au sommet, il ajoute : « Dans quelques espèces, telles que *Frankenia farinosa*, *pulverulenta*, etc., on trouve en abondance des poils semblables ou terminés en massue, entourés d'une masse blanche, granuleuse, concrétionnée, qui donne aux feuilles et à la tige un aspect farineux particulier. » Le liquide calcifère, assez abondant parfois pour couvrir toute la surface de la feuille d'une cuirasse continue (*Frankenia thymifolia*, *Reuteri*, etc.), s'agglutine aux poils mécaniques et dépose autour de leur base la matière saline qu'il tient en solution; ce fait ne saurait nous surprendre. Mais les poils ainsi encroûtés ne sont pas plus glanduleux que les poils restés nus; ils ont d'ailleurs des parois aussi épaisses, et, comme l'a remarqué M. Vesque, ils ont les mêmes caractères que les poils mécaniques ordinaires.

Le produit de sécrétion est tamisé, comme chez les Plombaginées, à travers le crible qui recouvre les glandes, et par un procédé entièrement analogue, sur lequel il serait superflu de nous étendre de nouveau.

En dehors des caractères de structure, les glandes se distinguent à première vue des stomates par plusieurs propriétés faciles à saisir. Je ne parle pas du contenu granuleux sombre, qu'on a pu détruire par les réactifs. Les contours bien plus épais des cellules annexes les distinguent des cellules stomatiques. La taille respective des deux organes les oppose aussi. J'ai toujours vu les glandes plus grandes que les stomates. Pourtant le *Frankenia floribunda* offre une particularité qu'il est bon de connaître.

La feuille est assez large; les cellules épidermiques ont en grande partie des contours rectilignes, comme c'est le cas habituel chez les *Frankenia;* pourtant elles deviennent sinueuses près des marges et à l'extrémité de la face ventrale. On distingue sur la face dorsale deux larges aires couvertes de poils courts et épars, et dont les cellules sont plus petites que dans le reste de l'épiderme. Les stomates abondent dans ces deux plages; mais, au lieu d'y être absolument localisés comme dans les régions correspondantes de plusieurs autres

espèces, ils se retrouvent çà et là sur la face ventrale, où ils sont fort disséminés, sauf à la base, où ils sont assez nombreux. On constate entre les stomates des deux faces une différence de taille bien accusée; ceux-là mesurent environ 19 μ de longueur, ceux-ci 28 μ. Les glandes, au contraire, ont une taille constante, et, dans les régions à petites cellules et à petits stomates, comme dans les régions à grandes cellules et à grands stomates, elles mesurent à peu près 38 μ. La taille des stomates ventraux est sensiblement une moyenne proportionnelle entre celle des glandes et celle des stomates dorsaux ; la différence de taille est à peu près la même entre les deux types de stomates de cette plante et entre les glandes et les stomates uniformes des espèces ordinaires.

Nous avons encore observé chez le *Frankenia floribunda* une anomalie (fig. 15), qui ne doit pas être absolument rare. Deux glandes étaient devenues concrescentes par une de leurs extrémités, de façon que leurs fentes fussent placées bout à bout. La ligne de soudure s'était épaissie et avait pris l'organisation de celle qui unit la base des cellules annexes ordinaires. La base de la glande double était donc munie de deux bandes épaisses disposées en croix et rappelant les arêtes d'une glande de Plombaginée.

L'orientation des fentes stomatiques est transverse, celle de la commissure des glandes est longitudinale. Cette règle n'est pas sans exception, mais elle exprime une opposition assez habituelle, et frappante dans certains cas. Les *Frankenia capitata*, *ericifolia*, le *Frankenia floribunda* lui-même, malgré l'irrégularité de ses cellules, accusent nettement cette distribution. D'autres espèces, comme les *Frankenia thymifolia* et *fruticulosa*, ont les stomates en files régulières et serrées, à fentes transversales, tandis que les glandes, souvent longitudinales, affectent cependant une allure plus capricieuse.

Dans les deux dernières espèces, les stomates sont rigoureusement confinés dans deux gouttières étroites placées de part et d'autre de la nervure médiane sur la face dorsale; ils rappellent ceux de la tige des Casuarinées, d'autant mieux

que les aires où ils se logent sont occupées par de nombreux poils. Les glandes sont presque entièrement exclues des aires stomatiques, tandis qu'elles sont disséminées sur toute la face ventrale dénuée de stomates.

Que les glandes se développent dans les rainures pilifères ou sur une face pourvue de quelques poils disséminés, elles n'ont jamais de relation spéciale avec ces organes comme les glandes des *Statice elata* ou *latifolia;* elles n'ont rien à faire non plus avec les longs poils marginaux du *Frankenia capitata;* elles sont semblables chez le *Frankenia Boissieri*, sur la face ventrale à épiderme lisse, et sur les aires stomatiques, où chaque cellule se prolonge en une courte papille.

Les glandes ont aussi avec les cellules épidermiques d'autres connexions que les stomates. La cellule mère du stomate est le plus souvent isolée de l'initiale épidermique par une seule cloison transversale. Quand l'épiderme se développe en files régulières de cellules, le stomate est ordinairement bordé de quatre cellules épidermiques, parfois de cinq. Il en est de même quand les stomates très rapprochés en files longitudinales résultent d'une transformation directe d'une initiale épidermique (*Frankenia thymifolia*) ou quand deux cloisons transversales ont découpé la cellule mère entre deux segments de la cellule initiale. Les glandes, plus volumineuses, sont bordées de six cellules au moins (souvent huit, dix), qui prennent secondairement un aspect rayonnant autour de la glande.

Voilà bien des différences dans l'aspect général des glandes et des stomates. Les coupes de feuilles les accentuent encore ; elles montrent l'influence de la structure sur la distribution respective des deux organes. Les glandes affectionnent les régions où se développe le parenchyme en palissade, les stomates les portions riches en méats. Les glandes, comme les palissades, sont nombreuses dans quelques espèces sous la nervure médiane, mais elles abondent surtout dans les parties ventrales et latérales de la feuille. Quand les glandes se montrent dans les régions plus propices aux stomates, les

méats sont refoulés et les cellules parenchymateuses s'allongent pour former un rudiment de palissades. On observe ces particularités chez le *Frankenia lævis*, qui a des glandes dispersées sur toute la surface de l'épiderme. Un autre intérêt s'ajoute à l'étude de cette espèce : les stomates se retrouvent aussi sur les deux faces; mais, sur la face dorsale, ils s'enfoncent pour laisser un puits circonscrit par les cellules épidermiques et les poils et s'ouvrent dans de vastes lacunes gazifères; sur la face ventrale, au contraire, ils s'élèvent jusqu'à la surface de l'épiderme et ménagent ainsi une chambre hypostomatique entre les cellules épidermiques voisines et les palissades. Les glandes se comportent uniformément sur les deux faces de la feuille : les cellules annexes s'enfoncent toujours légèrement au-dessous du niveau de l'épiderme.

On voit combien, chez les Frankéniacées, les glandes s'éloignent des stomates par la structure, par la disposition, par les rapports, par le fonctionnement; à tous ces points de vue, l'opposition est frappante entre ces deux organes. Malgré une certaine ressemblance superficielle, on n'est donc pas plus autorisé que pour les Plombaginées à établir la moindre analogie entre les organes excréteurs et les stomates. Il serait séduisant d'ajouter aux stomates gazifères, aux stomates aquifères, un troisième terme de la même série sous le nom de stomates calcifères; mais rien ne justifie une telle conception. Les organes que nous venons de décrire sont bien des poils réduits, au sens morphologique, des glandes, au sens physiologique.

III

Tamariscinées.

Les Tamariscinées possèdent (fig. 18) des glandes entièrement semblables à celles des *Frankenia*, c'est-à-dire formées d'une paire de cellules sécrétrices et d'une paire de cellules annexes qui en sont séparées par des cloisons obliques et qui

les isolent du parenchyme et de l'épiderme. M. Vesque a mentionné (1) l'existence de ces glandes, mais sans en rechercher la structure. Les dessins qu'il en donne semblent destinés plutôt à faire connaître les relations des éléments, l'histotaxie, comme disait Duval-Jouve, que leur histologie. La plaque cuticulaire qui ferme les glandes est criblée, du moins chez le *Myricaria germanica*, de ponctuations plus nombreuses et plus régulièrement réparties sur toute la surface que chez les *Frankenia*. La substance excrétée est une matière résineuse et non une concrétion calcaire. Dans cette même plante, toutes les cellules de l'épiderme ressemblent à celles des aires stomatiques du *Frankenia Boissieri*, et sont prolongées en papilles courtes à membrane épaisse, sur la face dorsale comme sur la face ventrale. Cette structure uniforme n'empêche pas les stomates d'être localisés à la face dorsale. Les glandes, au contraire, se retrouvent sur les deux faces, où elles ont la même taille. Elles sont orientées en tous sens, mais leur commissure reste plus souvent longitudinale sur la face ventrale, où le développement de l'épiderme est régulier. Les fentes stomatiques sont régulièrement transversales. Comme chez les *Frankenia*, les glandes se développent dans les portions d'épiderme qui recouvrent les palissades, et les stomates dans les portions où les méats abondent. Sur la face dorsale, où les glandes sont mélangées aux stomates, les cellules vertes avoisinantes s'allongent et prennent localement l'aspect de palissades.

CONCLUSION

Les glandes que nous venons de décrire en dernier lieu resserrent les liens déjà étroits qui unissent les Frankéniacées et les Tamariscinées. La profonde analogie qu'elles offrent dans leur structure, leur origine, leurs relations et leur fonctionnement avec celles des Plombaginées, s'accompagne néanmoins de différences morphologiques profondes et con-

(1) *Loc. cit.*, p. 137.

stantes dans les représentants respectifs des Frankéniacées et Tamariscinées d'une part, des Plombaginées de l'autre. La ressemblance provient donc vraisemblablement d'une adaptation à des conditions d'existence concordantes, tandis que les différences empêchent d'établir sur ce caractère un rapprochement des deux groupes. L'existence des glandes épidermiques ne nous paraît donc pas de nature à ajouter un grand poids à l'opinion que Decaisne avait émise sur les affinités des Plombaginées et des Frankéniacées, en s'appuyant sur l'insertion hypogyne de la corolle, l'albumen amylacé, l'embryon droit à radicule supère, communs aux deux familles.

Malgré ces divergences, les glandes remplissent un même rôle et par des procédés semblables dans les trois familles; elles sont pour la plante, comme les ponctuations pour la cellule, un filtre destiné à laisser échapper certaines substances arrêtées par les organes ordinaires de transpiration, par l'épiderme stomatique pour la plante, par la membrane cellulosique épaisse pour l'élément parenchymateux.

On ne sera pas surpris que les cellules sécrétrices, avec leurs orifices étroits, dont le fond est tapissé au moins par une lame protoplasmique, laissent passer ce que refusent les fentes béantes des stomates. Les stomates, ne l'oublions pas, sont la porte extérieure de longs couloirs séparés des cellules par d'épaisses cloisons, tandis que les glandes mettent directement en rapport les éléments vivants et le milieu extérieur. La membrane criblée des glandes, bien moins perméable que les stomates, l'est infiniment plus que les membranes cellulosiques dépourvues de ponctuations.

En résumé, les glandes épidermiques des Plombaginées, des Frankéniacées, des Tamariscinées, sont des poils transformés en organes excréteurs et destinés à compléter l'action des stomates. Elles éliminent les produits de désassimilation arrêtés par les membranes épaisses qui limitent les lacunes intercellulaires, mais susceptibles de circuler à travers les ponctuations ménagées dans les cloisons séparatrices des cellules.

EXPLICATION DE LA PLANCHE IV.

a. Cadre délimitant la surface libre des cellules sécrétrices.
b. Arêtes cutinisées qui soutiennent la glande.
c. Leur prolongement entre les cellules annexes.
d. Orifice du puits au fond duquel s'ouvre la glande.
e. Limite externe du cadre cutinisé formant la marge du puits.
f. Fond des diverticules du puits.
f'. Extrémité de la face libre des cellules annexes, qui se confondait avec *f* sur les glandes en place.
g. Portion la plus saillante des cellules annexes.
h. Ponctuations qui faisaient communiquer les cellules épidermiques et les cellules annexes de la glande.

Fig. 1. *Limoniastrum Guyonianum*. Glande épidermique vue en dessous. La portion oblique, qui s'étend de *f* à *g*, est fortement colorée en bleu par le chloro-iodure de zinc, qui laisse des ponctuations claires (240).

Fig. 2-6. *Statice imbricata*.

Fig. 2. Réseau cuticulaire de la face profonde de l'épiderme, continu au voisinage d'un stomate, interrompu sous la glande (240).

Fig. 3. Coupe transversale montrant la disposition de la cuticule au voisinage d'un stomate (475).

Fig. 4. Glande en coupe transversale. Cinq cloisons très minces séparent quatre cellules sécrétrices et deux cellules annexes; la paire extérieure est en partie masquée par les arêtes cutinisées. Espaces clairs ménagés par le chloro-iodure de zinc après macération de la coupe dans l'hypochlorite de soude (475).

Fig. 5. Face profonde d'une cellule épidermique isolée par dissociation et débarrassée de la cuticule (hypochlorite de soude et chloro-iodure de zinc) (475).

Fig. 6. Face latérale d'une cellule épidermique (mêmes réactifs) (475).

Fig. 7-8. *Statice tatarica*.

Fig. 7. Cuticule de la face externe de la glande. On distingue la trace de l'insertion des cloisons de la glande et dans chaque petit triangle interne un orifice excréteur (650).

Fig. 8. Ponctuations des membranes épidermiques. Une glande a été enlevée par le raclage (240).

Fig. 9. *Statice graminifolia*. Épiderme vu en dessous. La cuticule inférieure laissée en blanc est fenêtrée et la cellulose des membranes présente au

niveau de ces interruptions des ponctuations que le chloro-iodure de zinc ne colore pas (comparez à la figure 5) (475).

Fig. 10 12. *Limoniastrum monopetalum.* Glandes isolées par dissociation, après ébullition dans la potasse (475).

Fig. 10. Glande vue en dessous, débarrassée de la masse calcaire.

Fig. 10-12. Glandes vues de côté et réduites à leur squelette. Les cellules annexes ont été détruites dans la figure 11.

Fig. 13. *Statice latifolia.* Épiderme étalé, vu en dessous. La glande de droite n'est pas accompagnée de poils; celle de gauche est pourvue d'une couronne incomplète. Cloisonnements répétés des cellules du côté où se sont formés les poils (158).

Fig. 14. *Frankenia capitata.* Glande vue en dessus. Cellules glandulaires ombrées. Cercle extérieur dû aux cellules annexes (240).

Fig. 15. *Frankenia floribunda.* Glandes géminées vues en dessous (240).

Fig. 16. *Frankenia ericifolia.* Glande en coupe transversale. Cellules sécrétrices ombrées; cellules annexes incolores (240).

Fig. 17. *Frankenia lævis.* Glande en coupe longitudinale (240).

Fig. 18. *Myricaria germanica.* Coupe d'un bord de feuille. Glandes et stomates. Les méats manquent au niveau des glandes (158).

RECHERCHES MORPHOLOGIQUES ET PHYSIOLOGIQUES

SUR

L'AMIDON ET LES GRAINS DE CHLOROPHYLLE

Par M. Ernest BELZUNG,

Agrégé des Sciences naturelles, Professeur au Lycée Charlemagne.

INTRODUCTION

Jusque dans ces dernières années, la question de la naissance de l'amidon et de ses transformations physiologiques ultérieures n'avait occupé qu'un très petit nombre de botanistes. Les observateurs se sont presque toujours bornés à signaler l'apparition de l'amidon dans les tissus végétaux, à suivre sa croissance, à étudier sa structure, sans jamais remonter jusqu'à son origine première, ni suivre son évolution physiologique ultérieure.

En 1880, des faits d'un ordre nouveau furent publiés par un botaniste allemand, M. A. F. W. Schimper, sur les rapports des grains d'amidon en voie de développement avec les corps figurés de la cellule. D'après cet auteur, les grains amylacés naissent constamment dans des leucites, incolores ou colorés, qui joueraient le rôle de générateurs d'amidon (*stärkebildner*). Ces leucites proviennent eux-mêmes, dit M. Schimper, non de la différenciation du protoplasma de la cellule, mais de la division de leucites semblables préexistants : ces corpuscules albuminoïdes sont, en d'autres termes, des formations éternelles, issues les unes des autres.

Ce sont les recherches de M. Schimper et de quelques autres botanistes qui ont occasionné le présent travail dont je dois l'idée première à M. Van Tieghem : il était important, en

effet, de confirmer l'exactitude des documents nouveaux fournis à la science pendant ces dernières années sur l'amidon et les leucites, ou d'établir qu'ils ne sont pas conformes à la généralité des faits observés.

Or j'ai observé, relativement au mode de développement de l'amidon, des faits absolument différents, et même, on le verra dans la suite, inverses de ceux indiqués par M. Schimper. Je veux parler notamment de la *formation libre* de grains d'amidon, sans l'intervention d'aucune espèce de leucite, par simple dépôt dans le protoplasma de la cellule.

Je ne saurais dire toutefois si les granules amylacés les plus fins que nous puissions observer naissent entre les granulations protoplasmiques ou si la matière amylacée imprègne les granulations albuminoïdes elles-mêmes pour former les granules d'amidon. J'incline plutôt vers la première manière de voir; la seconde est cependant fort possible et même probable dans certains cas, comme nous le verrons dans la suite de ce travail.

L'étude de l'origine de l'amidon a été le point de départ d'une série de recherches qui peuvent être divisées en six chapitres principaux, savoir :

I. Origine de l'amidon.

II. Évolution de l'amidon ou transformation des grains d'amidon en grains de chlorophylle.

III. Étude de la germination de tissus ou membres séparés du reste de la plante.

IV. Étude de la germination des graines à l'obscurité.

V. Formation d'amidon dans les Champignons.

VI. Conclusions.

Avant d'exposer ces recherches, jetons un coup d'œil historique sur la question, afin de bien préciser l'état actuel de nos connaissances sur le sujet.

HISTORIQUE

Parmi les auteurs les plus anciens qui se sont occupés des

grains d'amidon, des grains de chlorophylle et des rapports que peuvent présenter ces deux sortes de formations, il convient de citer Mulder (1) dont les recherches sur la cellule firent autorité dans la science.

Ce botaniste admet qu'un grain de chlorophylle peut provenir tout entier de la métamorphose d'un grain d'amidon, avec le seul concours des matières azotées dissoutes de la cellule. Cette manière de voir qui, il est vrai, n'avait pas été démontrée, fut méconnue complètement dans la suite par tous les auteurs qui se sont occupés de la question, notamment par H. Mohl. Nous établirons que la métamorphose d'un grain d'amidon, né librement dans le protoplasme, en un grain de chlorophylle a lieu réellement dans un très grand nombre de cas et sans que le protoplasma intervienne dans la constitution du substratum de ce dernier.

Hugo Mohl, dans son premier mémoire sur la chlorophylle (2), reconnaît pour la première fois la généralité de l'existence de granules amylacés dans les grains de chlorophylle; il établit la nature albuminoïde du substratum des grains de chlorophylle. Nous montrerons dans ce travail que certains grains verts ont un substratum ternaire. Dans ses recherches sur la structure des grains de chlorophylle (1855) (3), il rejette les idées introduites dans la science par Mulder sur la métamorphose des grains d'amidon en grains de chlorophylle; mais ses objections reposent sur une observation incomplète des faits. H. Mohl remarque toutefois que, dans certains cas, le grain de chlorophylle est antérieur à l'amidon; dans d'autres, au contraire, c'est le grain d'amidon qui apparaît d'abord, présente ultérieurement une enveloppe verte et finit par disparaître plus ou moins complètement pour laisser place à un grain de chlorophylle.

Arthur Gris, dans ses « Recherches microscopiques sur la

(1) Mulder, *Versuch einer physiolog. Chemie*, 1830.

(2) H. Mohl, *Sur la chlorophylle* (*Ann. des sc. nat.*, 1838, t. IX).

(3) H. Mohl, *Sur la structure de la chlorophylle* (*Bot. Zeit.*, 1855, et *Ann. des sc. nat.*, 1856, t. VI).

chlorophylle », signale, sans les approfondir, quelques cas où la formation des grains de chlorophylle résulte « de l'apparition de gros noyaux amylacés qui s'enveloppent de gelée verte et s'isolent peu à peu (*Aucuba japonica*) (1) »; mais il reconnaît que, généralement, les grains verts proviennent de la différenciation d'une gelée verte formée autour du noyau et émanée de ce dernier corpuscule; de sorte que les grains d'amidon que renferment les grains de chlorophylle sont postérieurs à la formation de ces derniers, dans la plupart des cas. A. Gris n'a donc pas observé la transformation d'un grain d'amidon en un grain de chlorophylle.

Nous arrivons en 1858 à un important travail de M. Trécul, sur les « Formations vésiculaires dans les cellules végétales (2) ». Il renferme un nombre considérable d'observations, souvent fort délicates, particulièrement sur l'amidon et les grains de chlorophylle. Si, à l'époque de sa publication, cette œuvre remarquable n'a pas eu un plus grand retentissement, cela tient en majeure partie à ce que son auteur a été constamment préoccupé de ramener tous les corps figurés de la cellule à des vésicules (vésicule amylacée, vésicule chlorophyllienne, vésicule aleurique...). Il est reconnu aujourd'hui que les grains d'amidon, comme les grains de chlorophylle, sont solides au moment de leur naissance, dans la plupart des cas, et ces derniers restent solides tant que leur vitalité est assez intense. Certes, on peut observer des grains de chlorophylle qui affectent la forme de vésicules limitées par une membrane et remplies d'une substance plus ou moins liquide; mais j'ai toujours remarqué que ces grains en étaient arrivés alors à une phase de destruction corrélative d'un affaiblissement de leur activité physiologique et qui n'est que le prélude de leur disparition ultérieure complète.

La partie du travail du savant botaniste français qui nous

(1) A. Gris, *Recherches microscopiques sur la chlorophylle* (*Ann. des sc. nat.*, t. VII, 4e série, 1857).

(2) Trécul, *Des formations vésiculaires dans les cellules végétales* (*Ann. des sc. nat.*, 1858, t. X).

semble présenter le plus d'intérêt est celle qui traite de la naissance de l'amidon, particulièrement dans l'albumen des graines. C'est M. Trécul qui, le premier, a fourni à la science des données précises sur le mode de développement de l'amidon dans les cellules végétales. Les observations relatives aux albumens ont été simplement reprises, confirmées et étendues dans ces dernières années par M. Schimper.

M. Trécul distingue divers cas de naissance des grains d'amidon. Ainsi, c'est tantôt le protoplasma pariétal tout entier de la cellule qui s'accroît uniformément et présente bientôt d'innombrables granules amylacés, simples. Il n'y a donc pas là de leucites pour la production de l'amidon : la formation des grains d'amidon est libre.

D'autres fois, le protoplasma pariétal se renfle en certains points pour former des saillies hémisphériques (« sécrétions protoplasmiques ») dirigées vers le centre de la cellule. Ces saillies s'isolent parfois en corpuscules arrondis ou « globules plasmiques »; mais, la plupart du temps, elles se confondent complètement par le côté avec le protoplasma pariétal voisin et ne représentent, par conséquent, qu'un simple renflement, une végétation protoplasmique, sans aucune individualité.

C'est dans ces saillies hémisphériques ou globules plasmiques que se déposent de nombreux granules amylacés qui, par leur croissance ultérieure, forment bientôt un grain d'amidon composé. Plus tard, il ne reste plus que des traces de la substance protoplasmique dans laquelle s'étaient déposés les granules amylacés.

Un cas intéressant est celui où il se forme à la fois des grains composés dans des renflements protoplasmiques et, à côté d'eux, des grains simples dans tout le reste du protoplasma. Il montre, en effet, que la production de l'amidon n'est nullement une conséquence du fonctionnement de ces renflements protoplasmiques.

Quelle est maintenant la véritable nature de ces derniers? Sont-ils exclusivement de nature albuminoïde; ou bien sont-ils dus à l'existence de granules amylacés d'une extrême ténuité,

à un état tel qu'ils ne bleuissent pas encore par l'eau iodée, mais jaunissent simplement par ce réactif comme le protoplasma ambiant ? C'est un point sur lequel on ne saurait se prononcer dans l'état actuel de la science.

En 1859, M. Sachs a commencé la publication de plusieurs mémoires importants sur les grains de chlorophylle et l'amidon. Dans ses recherches sur la germination des graines (1), où il étudie la formation et la disparition de l'amidon transitoire, il n'établit nulle part les rapports entre l'amidon transitoire et les grains de chlorophylle qui se développent dans l'axe ou les cotylédons des jeunes plantules. Nulle part ne se trouve exprimée cette idée qu'un grain de chlorophylle peut dériver, soit totalement, soit partiellement, d'un grain d'amidon ; d'après M. Sachs, les granules amylacés que renferment les grains de chlorophylle sont toujours dus à l'activité physiologique propre de ces derniers ; ils sont, en un mot, le résultat de l'assimilation du carbone par la chlorophylle et, par conséquent, postérieurs à la formation des grains verts. Le savant botaniste méconnaît donc la formation des grains de chlorophylle par l'amidon.

Nous confirmerons la manière de voir de M. Sachs sur la formation de chloroleucites par différenciation du protoplasma pariétal.

En 1864 parut un nouveau travail de Gris sur la germination (2). Des graines de divers types par la nature de leurs réserves y sont étudiées avec soin. L'auteur établit la généralité de la formation d'amidon transitoire dans les jeunes plantules ; il soupçonne parfois leur métamorphose en grains de chlorophylle. Il réalise pour la première fois la germination

(1) J. Sachs, *Physiolog. Untersuch. ueber die Keimung der Schminkbohne* (*Sitz. der Kais. Akad. der Wissensch, zu Wien.*, 1859). — *Ueber das Aufreten der Stärke bei der Keimung ölhaltiger Saamen* (*Bot. Zeit.*, 1859). — *Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Bildung des Amylums in den Chlorophyllkörnern* (*Bot. Zeit.*, 1862). — *Ueber die Keimung des Saamens von Allium Cepa* (*Bot. Zeit.*, 1863).

(2) A. Gris, *Recherches sur la germination* (*Ann. des sc. nat.*, 1864, t. II, 5e série).

libre d'un embryon séparé de son albumen (Balisier). L'embryon du Balisier, extrait d'une graine complètement mûre, ne renferme pas ou presque pas d'amidon. Or, lorsqu'il est isolé, non seulement il germe, mais il devient le siège d'une abondante formation d'amidon. Nous reviendrons dans ce travail sur la conclusion un peu hâtive que l'auteur avait tirée de cette observation.

M. Van Tieghem, en 1876, a mis en lumière un fait du même ordre que celui qui vient d'être cité (1). Il a montré que l'albumen du Ricin (et avec lui tous les albumens charnus), possède la propriété curieuse de vivre d'une vie indépendante, et, par conséquent, de digérer lui-même ses réserves. Parmi les produits de digestion se trouve de la matière amylacée dissoute qui, n'étant utilisée que fort lentement par l'albumen pour sa nutrition, se dépose sous la forme de grains d'amidon. L'albumen aleurique et oléagineux tend ainsi à se transformer en albumen amylacé. Nous verrons que cet amidon transitoire est digéré vers la fin de la germination, mais d'une manière toute spéciale.

Les albumens farineux ou cornés ne sont pas vivants et, par conséquent, ne sauraient germer isolément. Cela tient sans doute à ce qu'ils ne renferment que très peu de matières albuminoïdes et, par suite, à ce qu'ils sont incapables d'engendrer les diastases nécessaires à la digestion des réserves ternaires (amidon, cellulose).

Dans ses « Recherches physiologiques sur la germination », M. Van Tieghem a montré que, non seulement les embryons séparés de l'albumen, mais leurs divers membres isolés (cotylédons, radicule, tigelle), sont doués d'une vie propre et susceptibles de germer en se nourrissant aux dépens des réserves emmagasinées dans leurs cellules. L'existence de réserves (parmi lesquelles figurent au moins des matières albuminoïdes) est la condition de l'indépendance physiologique

(1) Van Tieghem, *Sur la digestion de l'albumen* (*Ann. des sc. nat.*, 6e série, t. IV, 1876). — *Recherches physiologiques sur la germination* (*Ann. des sc. nat.*, 5e série, t. XVII, 1873).

de la cellule, et c'est la quantité de ces réserves qui seule règle la durée de son existence indépendante.

A partir de 1877 furent publiés un certain nombre de travaux importants sur les rapports entre les grains d'amidon et les grains de chlorophylle. Déjà, en 1877, MM. Wiesner (1), Sachse (2),... ont mis en lumière l'importance des hydrates de carbone pour la production de la xanthophylle et de la chlorophylle. Ces auteurs admettent que l'amidon peut donner naissance à l'étioline.

La même année, M. Haberlandt (3) a montré que, pendant la germination du *Phaseolus multiflorus*, les grains de chlorophylle des cotylédons se forment aux dépens des grains d'amidon transitoires : ceux-ci, dit cet auteur, s'entourent d'une zone verte de nature protoplasmique, qui augmente peu à peu en épaisseur, tandis que les grains d'amidon se résorbent, si bien qu'à la place du grain d'amidon se trouve bientôt un grain de chlorophylle.

M. Mikosch, en 1878 (4), dans son travail sur le développement des grains de chlorophylle, confirme les observations de M. Haberlandt. Il montre, en outre, que les grains d'amidon de réserve (Lentille) peuvent, comme les grains transitoires de germination, se transformer en grains de chlorophylle. D'après lui, c'est aussi le protoplasma qui entoure le grain d'amidon préexistant pour former le grain vert : nous verrons qu'il n'en est rien. Le protoplasma n'intervient nullement dans la constitution du substratum des grains de chlorophylle issus de grains d'amidon; ce sont les grains amylacés eux-mêmes qui le forment. M. Mikosch distingue avec soin les grains de chlorophylle à origine amylacée (*amylumchlorophyllkörner*), et les chloroleucites, formés par différencia-

(1) Wiesner, *Enstehung des Chlorophylls in der Pflanze*, Wien, 1877.

(2) Sachse, *Chemie und Physiologie der Farbstoffe*, Leipzig, 1877.

(3) Haberlandt, *Ueber die Enstehung der Chlorophyllk. in der Keimblättern von Phaseolus vulgaris* (*Bot. Zeit.*, 1877).

(4) Mikosch, *Ueber die Enst. des Chlorophylls* (*Sitz. der kais. Ak.*, Wien, 1878, Juli, LXXVIII Band, II Heft).

tion du protoplasma pariétal (*plasmachlorophyllkörner*). Les cotylédons foliacés (Pin, Lupin...) peuvent présenter en même temps les deux sortes de grains verts; mais généralement les chloroleucites se localisent dans le tissu en palissade, tandis que les grains à origine amylacée se forment dans les autres cellules de l'organe.

M. Stöhr, en 1879, a signalé aussi quelques cas où la formation des grains de chlorophylle est précédée de la formation de grains d'amidon; il partage, à cet égard, les idées de M. Mikosch (1).

Signalons ici le travail de M. Dehnecke (2) sur les grains de chlorophylle non assimilants, pour rappeler que nos recherches sur le développement des grains de chlorophylle nous ont également donné à penser que, dans des cas assez nombreux, la chlorophylle n'a très probablement pas comme fonction propre d'assimiler le carbone. Les recherches physiologiques nombreuses de M. Pringsheim sont aussi en désaccord avec l'opinion généralement admise dans la science au sujet de la fonction chlorophyllienne essentielle (3).

Nous arrivons en 1880, au premier travail de M. Schimper, sur le développement de l'amidon (4). Cet auteur cherche à établir que le grain d'amidon naît toujours dans un corpuscule albuminoïde, c'est-à-dire dans un leucite, provenant lui-même de la division d'un leucite analogue préexistant. Il attribue même à ces leucites le rôle de formateurs d'amidon, et les désigne pour cette raison du nom de *stärkebilner;* ce rôle est resté jusqu'ici des plus problématiques. Cependant, d'après M. Schimper, jamais un grain d'amidon ne naît directement au sein du protoplasma.

Le leucite amylogène présente des formes très variées et

(1) Stöhr, *Enstehung der Chlorophyllk. in der Epidermis* (*Sitz. der k. Akad.*, Wien, 1879).

(2) C. Dehnecke, *Ueber nicht assimilirende Chlorophyllkörper*, Cöln., 1880.

(3) Pringsheim, *Ueber die chemischen Theorien der Chlorophyllfunction...* (*Berichte der deutsche bot. Gesellschaft.*, 1886, Band IV).

(4) A. F. W. Schimper, *Untersuchungen über die Enstehung der Stärkek·* (*Bot. Zeitung*, 1880).

peut être incolore ou vert. Souvent il est homogène; mais, assez fréquemment, le leucite comprend deux parties : une partie amorphe, seule vivante, seule active dans la production de l'amidon, et une partie cristallisée (cristalloïde) (1); le cristalloïde, au bout de quelque temps, se transforme directement, dit l'auteur, en matière albuminoïde vivante (*Phajus*), qui forme alors aussi, paraît-il, de la matière amylacée, comme faisait tout à l'heure la partie active maintenant disparue et remplacée par le grain d'amidon en voie de développement. Le côté aplati des grains d'amidon du *Phajus* est donc déterminé par un cristalloïde, ainsi que l'a reconnu M. A. Meyer. Il était bon de rappeler ce fait, car, dans sa première publication, M. Schimper prend ce cristalloïde pour un leucite ; les auteurs modernes le figurent comme tel dans les traités.

Le grain d'amidon auquel le leucite donne naissance se produit tantôt dans le voisinage de la surface du leucite, tantôt en un point plus ou moins central. Dans le premier cas (*Amomum Cardamomum*, *Phajus*), le grain d'amidon, en grandissant, présente bientôt une partie libre, l'autre partie restant en contact avec le leucite; celle-ci est toujours, d'après l'auteur, la plus large du grain d'amidon. De plus, le grain ainsi formé aurait toujours une structure excentrique, le hile se trouvant vers l'extrémité libre, opposé au leucite générateur. Ces faits seraient d'accord avec l'idée de nutrition du grain d'amidon par le leucite, puisque c'est le côté du grain en contact avec le leucite qui grandit le plus. Mais, dans certains cas, c'est le contraire qui arrive; ainsi, dans le *Dieffenbachia Seguine*, c'est le côté opposé au leucite qui est de beaucoup le plus développé. Comment, dans ces cas, concilier les faits avec les fonctions de générateur de substance amylacée et de nourricier du grain d'amidon, attribuées au leucite par l'auteur? Nous montrerons de plus, dans ce travail, que

(1) A. F. W. Schimper, *Ueber die Entwick. der Chlorophyllkörper und Farbkörper* (*Bot. Zeitung*, 1883).

des grains excentriques peuvent naître sans l'intermédiaire de leucites (Pomme de terre), et que des grains nés dans des leucites peuvent continuer leur développement, alors que ces derniers ont complètement disparu.

Dans le deuxième cas, au contraire, celui où le grain d'amidon naît en un point plus ou moins central du leucite, le grain garde une structure concentrique, étant entouré de tous côtés par son leucite générateur.

En 1881, M. Schimper a publié ses observations sur la croissance du grain d'amidon et sur le mode d'action spécial du leucite (1). La croissance, d'après lui, se fait par apposition et non par intussusception, comme le veut M. Nægeli (2). Quant à la formation même de la matière amylacée par le leucite, il en donne une explication qui n'est rien moins que certaine et à laquelle M. Schimper ne semble guère tenir lui-même. Dans ses mémoires ultérieurs, il abandonne le mot de de « stärkebildner » et le remplace par celui de « plastide » ; il distingue dès lors des leucoplastides, des chloroplastides et des chromoplastides. M. Nægeli, en réfutant la théorie de M. Schimper sur la croissance par apposition, a montré aussi combien le rôle du leucite est encore problématique (3). « L'observation, dit cet éminent botaniste, a simplement montré que, chez les grains d'amidon excentriques, le hile est du côté opposé au leucite, tandis que la substance de ce dernier enveloppe complètement les grains d'amidon de structure concentrique. Ces faits seraient-ils plus tard généralisés que l'on ne pourrait nullement en conclure, comme le croit M. Schimper, que le leucite produit les matières nécessaires à la formation de l'amidon. Une telle fonction me paraît même invraisemblable... » M. Nægeli explique qu'il est difficile de se faire une idée de la nutrition par le leucite, et

(1) A. F. W. Schimper, *Untersuchungen über das Waschsthum der Stärkekörner* (*Bot. Zeit.*, 1881).

(2) Nægeli, *Das Waschsthum der Stärkekörner durch Intussusception* (*Bot. Zeit.*, 1881), etc.

(3) Nægeli, *loc. cit.* (*Bot. Zeit.*, 1881).

que, dans certains cas, la structure du grain d'amidon est de plus incompatible avec la théorie imaginée par M. Schimper; les figures mêmes de ce dernier auteur ne lui semblent pas d'accord avec sa manière de voir, en ce sens qu'un leucite de forme déterminée peut donner naissance à des grains d'amidon de formes très différentes et inversement.

Il est donc prudent d'être très réservé au sujet du rôle physiologique des leucites, et d'attendre que de nouveaux documents soient fournis à la science, d'autant plus que nous signalerons, dans ce travail, de nombreux exemples de formation libre d'amidon, sans leucites. Ces cas contribueront peut-être à éclairer le sujet, encore si obscur, de l'origine physiologique de l'amidon; ils montrent déjà que les leucites ne sont pas nécessaires à la production de la matière amylacée.

En étudiant le développement des chromoleucites (1), M. Schimper arrive à cette conclusion que les leucites en général, colorés ou non, ne proviennent pas de la différenciation du protoplasma (Sachs), ni de la métamorphose d'un grain d'amidon, mais de la division de leucites antérieurs semblables; de sorte que dans les méristèmes se trouvent déjà des leucites, issus de leucites préexistants, et qui, par division, donneront naissance à tous ceux des tissus qui dérivent de ce méristème. Tous ces leucites proviennent de leucites analogues de l'œuf, et ceux-ci de la plante mère. Il n'y aurait donc aucune formation actuelle de grains de chlorophylle et de leucites en général, autre que par division de corps analogues préexistants.

Nos observations sont contraires à cette idée de l'éternité des leucites. Nous citerons notamment quelques cas où la formation de leucites par différenciation actuelle du protoplasma est indéniable. D'autre part, nous avons établi qu'un grain d'amidon, né isolément dans le protoplasma, peut se méta-

(1) A. F. W. Schimper, *Uber der Entwick. der Chlorophyllk. und Farbkörper* (*Bot. Zeit.*, 1883). — *Untersuch. über die Chlorophyllkörper* (*Pringsheim's Jarbücher für wissensch. Botanik.*, 1885).

morphoser en un grain de chlorophylle, simplement avec l'aide de radiations et des matières azotées dissoutes de la cellule. Ces faits infirment le principe de la persistance des leucites dans le temps.

Laissant de côté la question du rôle physiologique des leucites qui n'a pas encore reçu de solution satisfaisante et qui perd de son importance en présence des faits que nous signalons dans ce mémoire, nous pensons que M. Schimper s'est laissé entraîner à une généralisation un peu hâtive du mode de formation des grains d'amidon dans et par les leucites, et des leucites par division de leucites analogues préexistants. Il y aura lieu désormais de tenir compte de la formation libre de grains d'amidon, de leur transformation en grains de chlorophylle et de la naissance de leucites par différenciation du protoplasma de la cellule.

Quelques auteurs ont signalé des résultats analogues à ceux de M. Schimper; ainsi M. Schmitz (1) trouve que, chez les Algues, la formation des leucites n'a pas lieu par différenciation du protoplasma; les leucites qu'on trouve dans les spores proviendraient de la plante mère.

M. A. Meyer (2), peu après les publications de M. Schimper sur l'origine et la croissance de l'amidon, a étudié la production des grains d'amidon dans les rhizomes d'Iris, surtout au point de vue de la croissance. Il arrive, quant aux leucites, à des conclusions analogues à celles de l'auteur précité; de même, pour la croissance par apposition. Mais il n'admet pas la manière de voir de M. Schimper sur le mode de formation des couches concentriques du grain amylacé. M. Meyer explique l'alternance des couches plus denses et moins denses par les changements périodiques qui se produisent dans les conditions de la cristallisation. Ces changements, d'après l'auteur, seraient dus principalement à ce que l'assimilation du carbone a lieu pendant le jour et cesse pendant la nuit;

(1) Schmitz, *Die Chromatophoren der Algen*, Bonn, 1882.

(2) Arthur Meyer, *Ueber die Struktur der Stärkekörner*, 1881 (*Bot. Zeit.*). — *Das Chlorophyllkorn*, Leipzig, 1883.

de cette alternance résulte que la concentration de la dissolution amylacée contenue dans les cellules n'est pas la même dans les deux cas, de sorte qu'en cristallisant, cette dissolution amylacée forme des couches concentriques plus ou moins denses. M. Meyer, pour justifier cette manière de voir, se base sur la structure que présentent les cristaux d'un hydrate de carbone, d'un sucre par exemple, lorsque la dissolution d'où ils se précipitent est placée alternativement au soleil et à l'obscurité: les cristaux ainsi obtenus présentent des couches concentriques. Il explique également la décroissance de la densité des couches amylacées de l'extérieur à l'intérieur.

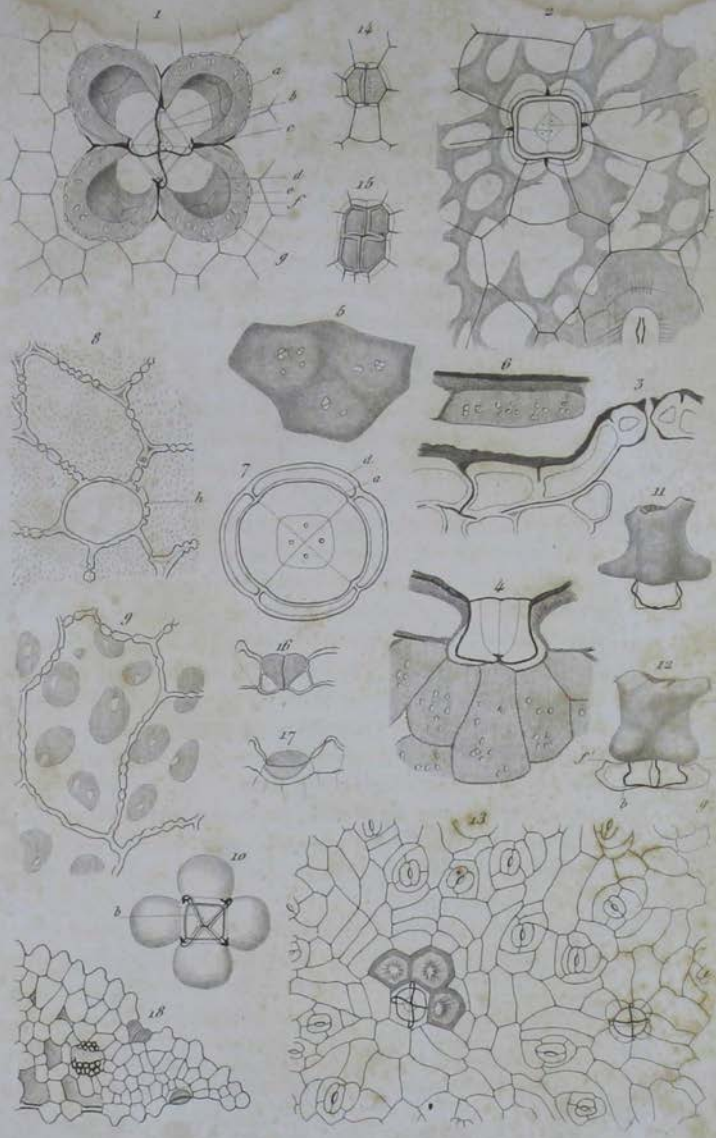
Tout récemment le même auteur a publié des documents nouveaux sur le grain d'amidon considéré en lui-même (1). D'après M. Meyer, le grain d'amidon ne serait pas composé, comme on le croyait depuis les travaux de M. Nægeli, de deux substances distinctes, l'amylose et la granulose, mais d'une seule substance susceptible de se transformer par hydratation en une autre, de composition chimique voisine, l'amylodextrine, ayant des réactions distinctes de celles du grain d'amidon normal. Les squelettes de grains d'amidon, obtenus par la salive ou les acides étendus, ne seraient donc pas autre chose que de l'amylodextrine et non de l'amylocellulose ou amylose. Les réactions générales de ces squelettes sont les mêmes que celles des sphérocristaux purs d'amylodextrine, obtenus chimiquement.

Quant aux grains d'amidon qui prennent dans les réactifs iodés une coloration rouge, M. Meyer les trouve composés de substance amylacée pure, bleuissant dans l'iode, d'amylodextrine et de dextrine.

M. Godfrin, dans son travail sur l'anatomie comparée des cotylédons (2), a été aussi amené à étudier le développement

(1) A. Meyer, *Ueber die wahre Natur der Stärkecellulose Nægeli's* (*Bot. Zeit.*, 1886). — *Ueber Stärkekörner welche sich mit Iod roth färben* (*Berichte der deutschen bot. Gesellschaft*, 1886, Band IV, Heft 8).

(2) Godfrin, *Anat. comparée des cotylédons* (*Ann. des sc. nat.*, 1884, t. XIX).



P. Vuillemin del. Pierre sc.

Plombaginées (1-13) _ Frankenia (14-17) _ Myricaria (18).

Imp. Lemercier et Cie Paris.

et la disparition des grains d'amidon, ainsi que le développement des grains de chlorophylle. En ce qui concerne l'origine de l'amidon, les résultats de ce botaniste sont analogues à ceux obtenus par M. Schimper : toujours les grains d'amidon naissent dans des leucites.

Les graines dont les réserves sont, d'après cet auteur, exclusivement amylacées ne forment pas dans leurs cotylédons d'amidon transitoire de germination (Marronnier).

Quant aux grains de chlorophylle formés dans les cotylédons pendant la germination, M. Godfrin ne leur reconnaît qu'un seul mode de formation : le protoplasma pariétal, déjà vert, s'épaissit en certains points ; chacun de ces épaississements constitue bientôt un chloroleucite. Mais il n'admet pas la manière de voir de M. Schimper, d'après laquelle ces grains de chlorophylle proviendraient de la division de leucites antérieurs qui proviendraient eux-mêmes de la plante mère. Les grains de chlorophylle que présentent tous les cotylédons foliacés et quelques cotylédons tuberculeux à une certaine phase de la germination sont, selon lui, le résultat de la différenciation du protoplasma des cellules. A cet égard, nous sommes complètement d'accord avec M. Godfrin. Nous signalerons aussi quelques exemples de formation actuelle de chloroleucites, indépendamment, d'ailleurs, des grains de chlorophylle qui proviennent de la transformation de grains d'amidon, nés isolément. Il faut donc renoncer désormais à l'idée, séduisante peut-être, mais malheureusement infirmée dans certains cas, de l'éternité des leucites.

Les grains de chlorophylle, selon l'auteur précité, n'apparaissent que lorsque l'amidon transitoire a entièrement disparu des cellules. Celui-ci se dissout purement et simplement et il n'en reste plus trace. Sur ces deux points nous ne saurions être d'accord avec M. Godfrin. L'amidon produit pendant la germination est précisément transitoire, parce qu'il entre dans la constitution de grains de chlorophylle ; il est la raison d'être même de ces derniers.

En réalité, les grains d'amidon transitoires ne se dissolvent

pas complètement pendant la germination; une partie de leur substance subsiste sous la forme d'un squelette qui formera le substratum du futur grain de chlorophylle; l'autre partie est digérée et sert, soit partiellement, soit totalement, à élaborer le pigment vert, avec l'aide de matières azotées dissoutes de la cellule et de radiations. Le protoplasma n'entre pour rien dans la constitution des grains de chlorophylle formés par l'amidon.

M. Godfrin a étendu considérablement le nombre des exemples de chlorophylle diffuse : un très grand nombre d'embryons en présentent pendant leur période de formation.

Enfin, relativement à la formation d'amidon transitoire produit pendant la germination des sclérotes de Champignons, formation signalée pour la première fois dans ce travail, il faut rappeler que les corpuscules indiqués par M. Crié (1), comme grains d'amidon et situés vers le sommet des asques de certains Champignons, ne sont, d'après M. de Seynes, qu'une dépendance de la membrane et représentent, par conséquent, un produit d'hydratation de la cellulose normale, produit qui bleuit par l'iode comme l'amidon. M. de Seynes a montré que, fréquemment, ce n'est pas seulement une sorte de grain, mais une étendue assez grande de la membrane de l'asque qui bleuit par l'eau iodée. Dans ce dernier cas, il n'est pas possible de se méprendre, comme dans le premier, sur la véritable nature de la zone bleuissante. L'étude du développement montre qu'elle appartient toujours à la membrane cellulosique.

On ne connaissait donc jusqu'ici, chez les Champignons, qu'une cellulose hydratée, ayant la propriété de bleuir par l'iode.

De l'ensemble de cette étude historique sur l'amidon et les leucites, et particulièrement des travaux de ces dernières années, il m'a semblé résulter que trois questions importantes méritaient de nouvelles recherches, destinées à établir si les

(1) L. Crié, *Recherches sur les Dépazées* (*Ann. des sc. nat.*, 6e série, 7, 1878, p. 31).

résultats relatifs à ces questions n'ont pas été généralisés un peu vite par leurs auteurs et si l'origine de certaines formations cellulaires, que l'on considère généralement comme une, n'est pas en réalité multiple.

Ces trois questions sont :

1° L'origine de l'amidon;

2° L'éternité des leucites;

3° L'origine des grains de chlorophylle.

Nous pouvons dire dès à présent que les résultats, admis jusqu'ici dans la science, sont infirmés par nos recherches, et que :

1° Les grains d'amidon peuvent naître librement dans le protoplasme, sans l'intermédiaire de leucites;

2° Les leucites ne sont pas des formations éternelles, provenant uniquement les unes des autres par division de leucites préexistants : ils peuvent se produire actuellement par différenciation du protoplasme;

3° Un grain d'amidon, né isolément, peut se transformer en un grain de chlorophylle, sans l'intervention directe du protoplasme. Un pareil grain est bien distinct d'un chloroleucite, seul type de grain de chlorophylle reconnu jusqu'aujourd'hui.

Ce sont les recherches qui concernent ces principaux résultats que nous allons maintenant exposer.

EXPOSÉ DES RECHERCHES

Le présent travail comprend six chapitres distincts, savoir:

I. Origine de l'amidon;

II. Évolution physiologique de l'amidon ou transformation des grains d'amidon en grains de chlorophylle;

III. Formation d'amidon pendant la germination de tissus ou de membres isolés;

IV. Étude de la germination des graines à l'obscurité;

V. Formation d'amidon dans les Champignons;

VI. Conclusions.

I

Origine de l'amidon.

Nous rechercherons successivement le mode de développement de l'amidon :

a. Dans la jeune plante, à partir de l'œuf jusqu'à la fin de la germination de la graine. Cela nous amènera à considérer l'origine de l'amidon :

1° Pendant la période de formation des graines;

2° Pendant la période de germination;

3° Cette deuxième partie ne pouvant présenter d'intérêt réel que si elle est reliée à la première, il nous faudra établir quelles sont les transformations qui s'accomplissent dans la graine, depuis le commencement de la période de la maturation jusqu'à la maturité complète. Sans cette étude, on s'exposerait à commettre de graves erreurs dans l'interprétation des phénomènes observés pendant la période de germination;

b. Dans quelques plantes qui, à l'état adulte, sont le siège d'une formation d'amidon de réserve très nettement caractérisée;

c. Dans quelques Floridées;

d. Dans le péricarpe (Légumineuses) et quelques autres organes;

e. Résultats relatifs au mode de développement de l'amidon.

a. ORIGINE DE L'AMIDON DANS L'AXE DES EMBRYONS.

1° Développement de l'amidon pendant la période de formation des graines.

Les embryons, issus du cloisonnement de l'œuf, quelle que soit d'ailleurs leur structure définitive, présentent, sinon tous, du moins la très grande majorité, une formation d'ami-

don transitoire dans leur radicule et leur tigelle. Les graines qui, à l'état de maturité, ne renferment pas d'amidon parmi leurs matières de réserve (*Lupinus albus*), présentent cet hydrate de carbone pendant leur phase de formation, aussi bien que les graines riches en matière amylacée à leur maturité (Haricot).

J'ai particulièrement étudié chez les Légumineuses cette formation transitoire d'amidon pendant le premier âge de la vie de la nouvelle plante. Dans cette famille, on trouve, au point de vue des réserves, les principaux types de structure des graines sans albumen. Tantôt la réserve figurée est essentiellement ou même exclusivement albuminoïde (Lupin); tantôt aux matières albuminoïdes s'ajoutent des matières oléagineuses (Cytise); mais dans le plus grand nombre des genres de la famille, la réserve est essentiellement amylacée et accessoirement protéique (Haricot, Pois, Fève, etc.).

Il était utile d'étudier aussi, pour les questions qui vont nous occuper dans ce travail, quelques types de graines avec albumen. Aussi avons-nous ajouté les graines de Ricin, de Pin pignon (albumen aleurique et oléagineux), celles de Graminées (Maïs, Blé) (albumen esssentiellement amylacé) aux graines sans albumen précédemment indiquées. Nous possédions ainsi des représentants des principaux types de graines.

1° *Haricot* (*Phaseolus vulgaris*, *Ph. grandiflorus*). — Examinons d'abord les phénomènes que présente l'axe des embryons de Haricot. Lorsqu'elles sont encore très jeunes, les cellules de la tigelle, de même que celles de la radicule, présentent une membrane cellulosique mince, un protoplasma abondant, très finement granuleux et un noyau généralement plus ou moins central (pl. V, fig. 1). Le protoplasma forme un revêtement pariétal, un autre circumnucléaire; des bandelettes protoplasmiques les relient l'un à l'autre. Toute la masse plasmique présente à ce moment une teinte verte assez faible; mais elle ne renferme aucune trace de leucites. Cette structure ne peut guère être bien observée directement, le protoplasma étant

presque transparent. Des matières colorantes, la dissolution aqueuse d'iode, de chloro-iodure de zinc suffisent à la mettre en évidence; ainsi, avec ces deux derniers réactifs, le protoplasma prend immédiatement une belle teinte jaune.

Au bout de quelques jours, on s'aperçoit, en s'aidant des mêmes réactifs, que cette masse plasmique granuleuse est comme parsemée d'une foule de granules qui, dans l'eau iodée, se colorent en bleu, parfois en bleu clair, plus souvent en bleu foncé, noirâtre (pl. V, fig. 1, 2). Ce sont les grains d'amidon. Ils sont très nombreux dans chaque cellule; on peut aisément, sur la tranche des cellules, en compter de vingt à cinquante. Ils naissent isolément, sans leucites, probablement entre les granules très fins du protoplasme, dans le suc qui unit ces granules les uns aux autres. Cependant, au premier moment de leur existence, ils ressemblent, par leur forme et leur grandeur, aux granulations protoplasmiques qui les entourent, et alors il est difficile de se défendre de cette idée que les granules d'amidon ne sont autre chose que des granulations protoplasmiques imprégnées par la substance amylacée bleuissante, et que les deux parties grandissent ensuite simultanément. Le grain d'amidon définitif se composerait alors de deux substances, savoir : de matière albuminoïde en faible proportion et de matière amylacée, les deux s'imprégnant l'une l'autre. Il reste à démontrer, par des analyses chimiques rigoureuses, la présence de cette petite quantité de matière albuminoïde dans le grain d'amidon; mais on sait qu'il est, pour ainsi dire, impossible d'isoler complètement les grains d'amidon des matières albuminoïdes qui les entourent, condition indispensable pour déceler la petite quantité d'azote que pourraient renfermer les grains d'amidon. Nous signalons simplement ces rapports possibles entre le protoplasma et l'amidon pour montrer qu'il est difficile, avec les appareils dont dispose aujourd'hui la science, d'établir nettement l'origine première des grains d'amidon, de dire en particulier s'ils naissent entre ou dans les granules protoplasmiques. Toutefois comme, dans d'autres plantes, les

grains d'amidon se présentent à l'origine sous la forme de longues et fines baguettes (Pomme de terre), alors que le protoplasme est finement granuleux à la manière ordinaire, nous pensons qu'il est plus prudent d'admettre que les granules amylacés simples, dont il est question ici, *naissent entre les granulations protoplasmiques, en cristallisant dans le suc qui unit ces diverses granulations les unes aux autres.*

Les granules amylacés qui occupent la tigelle et la radicule de l'embryon grandissent rapidement (pl. V, fig. 3, 4), ce qui s'explique facilement si l'on se rappelle qu'au même moment la matière amylacée se dépose dans les cotylédons. Ces deux formations d'amidon ont une origine commune.

Bientôt ils remplissent à peu près complètement les cellules (pl. V, fig. 5); ils ne sont séparés les uns des autres que par le protoplasma dans lequel se sont déposés quelques fins granules aleuriques. Les grains d'amidon sont alors arrondis ou légèrement ovales et simples; mais ils sont trop petits pour présenter aucune trace de différenciation en couches concentriques. Pendant que ces phénomènes internes se produisent, la graine est arrivée à sa taille définitive.

Les choses se passent de la même manière dans la Fève, la Gesse, la Vesce, ... où la réserve est analogue à celle du Haricot; dans le Lupin (*L. albus*), où les matières albuminoïdes forment la réserve essentielle; dans les Cytises, où l'huile s'ajoute à l'aleurone; de même, dans l'embryon des graines avec albumen (Ricin, Maïs...). Il n'y a dans ces graines que des différences quantitatives; le phénomène général reste le même.

2° *Pois* (*Pisum sativum*).—Une seule graine, celle du Pois, nous a présenté des phénomènes différents. Dans les grandes cellules du suspenseur de l'embryon (pl. V, fig. 19), ou dans un embryon n'ayant encore qu'un très petit nombre de cellules, nous avons observé, au sein d'un protoplasma abondant, teint en vert foncé, des chloroleucites arrondis, nettement différenciés et ne présentant à ce moment pas la moindre inclusion d'amidon. Cette formation de leucites n'a aucun rapport

avec la plante mère, de pareils grains de chlorophylle n'existant pas pendant le développement de l'ovule. L'embryon du Pois, quand il commence à être à peine visible à l'œil nu, se distingue déjà très nettement par sa coloration verte très foncée, tandis qu'au même moment l'ovule est à peine verdâtre. Dans aucune autre Légumineuse, je n'ai trouvé chez l'embryon une coloration verte aussi intense, rappelant tout à fait celle des feuilles adultes de la plante; généralement les embryons des plantes de cette famille (Haricot, Fève) sont simplement colorés en vert pâle, et, en tous cas, ne renferment jamais de grains de chlorophylle différenciés, analogues à ceux que je signale pour le Pois : la chlorophylle est alors diffuse. Je crois que ce cas aberrant pourra être ramené au cas général par une étude plus approfondie de l'origine même de ces grains de chlorophylle; j'ai remarqué, en effet, dès les premiers cloisonnements de l'œuf, la présence de petits granules amylacés dans les cellules, et ces granules pourraient bien ne pas être étrangers à la formation des grains verts. Je ne saurais me prononcer sur ce point, malgré mes observations réitérées.

Quoi qu'il en soit, c'est dans ces chloroleucites que se déposent les grains d'amidon, aussi bien ceux qui constitueront la réserve des cotylédons que ceux plus petits qui se trouveront dans l'axe de la graine complètement développée (pl. V, fig. 18, 20). Toutefois, je suis convaincu qu'au sommet de la radicule ou de la tigelle en voie de croissance, des granules amylacés, en forme de baguette, naissent directement dans le protoplasma, sans l'intermédiaire d'aucun des leucites dont je viens de parler. La densité du contenu cellulaire rend ici très difficile l'étude intime de l'origine des corps figurés.

Il est important de faire remarquer dès maintenant que les chloroleucites du Pois ne sont nullement nécessaires à la formation de l'amidon. On peut s'en convaincre en observant que les grains d'amidon, après avoir envahi le leucite, grandissent encore pendant fort longtemps pour arriver à leur taille définitive (cotylédons) sans présenter la moindre trace de ce leucite (pl. V, fig. 23). Des faits analogues ont déjà été cités

par d'autres observateurs. Ce qu'il importe, en outre, de retenir de l'étude du Pois, c'est que la graine mûre ne renferme dans ses cellules aucune espèce de leucite, sinon quelques restes désorganisés de ceux dans lesquels se sont déposés les grains d'amidon. Ces restes seront digérés pendant la germination comme les autres corps figurés de la cellule. Cette structure sera invoquée plus tard lorsqu'il s'agira d'établir d'une façon certaine la formation de grains de chlorophylle (chloroleucites) par différenciation du protoplasme pariétal des cellules. En effet, la graine en voie de germination ne renfermant pas de trace de leucites, ceux qui se produisent ultérieurement dans la plantule ne peuvent avoir de rapport avec les leucites de la plante mère.

La figure 18, planche V, montre les premiers granules amylacés se déposant dans les chloroleucites; plus tard, ces leucites diffluent les uns dans les autres, deviennent indistincts et perdent en partie leur pigment vert; ainsi, dans la figure 21, planche V, on voit un certain nombre de granules ou baguettes amylacés, noyés dans une sorte de masse gélatineuse provenant de la fusion plus ou moins complète d'un certain nombre de chloroleucites : les contours de ces derniers sont à peine appréciables. Lorsque les grains d'amidon sont plus développés (fig. 22, 24, pl. V), la zone verte périphérique devient de plus en plus claire, de moins en moins dense, et finit souvent par disparaître. Dans les figures 23, planche V, sont représentés des grains d'amidon qui ne sont arrivés encore qu'au tiers ou à la moitié de leur taille définitive, et qui, cependant, sont absolument dépourvus de toute espèce d'enveloppe.

Il n'est pas possible que les leucites produisent ici les grains d'amidon : il est même plus rationnel d'admettre que c'est le grain d'amidon qui permet au leucite de grandir pendant quelque temps, de former de nouvelle matière verte et d'acquérir une taille inusitée pour de pareilles formations. Nos observations relatives aux modifications des grains d'amidon pendant le développement des grains de chloro-

phylle confirment, comme l'on verra, cette manière de voir.

3° On peut se rendre compte, pendant cette étude des jeunes embryons, que l'albumen transitoire des Légumineuses est, comme l'embryon lui-même, le siège d'une formation d'amidon; mais de très bonne heure, comme l'on sait, ce tissu est digéré avec toutes les substances qu'il renferme. Dans le *Cytisus Laburnum*, l'albumen transitoire forme une masse cellulaire gélatineuse, facilement isolable, dans les éléments de laquelle on constate la présence d'assez gros grains d'amidon, généralement simples, quelquefois rapprochés irrégulièrement par groupes de deux ou trois (pl. VI, fig. 75); par l'eau iodée, ces grains m'ont fréquemment présenté une coloration rougeâtre, ce qui n'a rien d'étonnant, puisque ces grains étaient alors en voie de digestion ou, tout au moins, imprégnés par la diastase et présentaient, par conséquent, outre leur substance amylacée pure, un peu d'amylodextrine et même de dextrine. De tels grains, on le sait, rougissent par l'iode ou le chloro-iodure de zinc.

Si l'on remonte à l'origine de la formation de l'albumen, on ne conserve aucun doute sur le mode de naissance des granules amylacés; ainsi, après la formation des premières cloisons cellulosiques entre les noyaux du sac embryonnaire, alors que la paroi du sac n'est revêtue que d'une seule assise de cellules, convexes du côté du centre du sac embryonnaire encore vide, on voit apparaître dans le protoplasma, en une foule de points à la fois, des granules amylacés, rarement des baguettes, d'une extrême ténuité et tous simples (pl. VI, fig. 73, 74). Ils naissent là, directement entre les granules protoplasmiques, sans l'intervention d'aucune espèce de leucite. A mesure que les cellules de l'albumen grandissent et se cloisonnent pour remplir peu à peu le sac embryonnaire, le nombre total des grains d'amidon augmente, c'est-à-dire que dans chaque nouvelle cellule, à côté des grains amylacés déjà existants, provenant de la cellule antérieure, s'en forment de nouveaux, sans que, nulle part dans la cellule, on puisse montrer, comme corps

albuminoïdes, autre chose que les granules protoplasmiques ou aleuriques. Nulle part on ne voit de leucites.

Dans le *Phaseolus vulgaris* (pl. VI, fig. 73, 74), l'albumen transitoire m'a présenté les mêmes phénomènes que chez le Cytise, dont il vient d'être question. A ce moment du développement de la jeune graine, le funicule et les téguments de l'ovule renferment des grains d'amidon beaucoup plus gros que ceux de l'albumen transitoire. Le funicule surtout prend dans le réactif iodé une belle teinte bleue presque uniforme. Ces grains d'amidon sont le plus souvent composés, tandis que ceux de l'albumen transitoire et du jeune embryon sont simples. Cependant les téguments du Haricot (*Phaseolus vulgaris*) présentent des grains d'amidon qui sont fréquemment simples et peuvent être cités aussi comme exemple très net de formation libre d'amidon dans le protoplasma.

En résumé, on voit que, *pendant la période de formation de la graine, l'embryon, l'albumen transitoire, les téguments, en un mot l'ovule tout entier* (*Papilionacées*) *est le siège d'une formation libre d'amidon pour laquelle on ne saurait invoquer l'action d'aucun leucite, c'est-à-dire d'un générateur d'amidon*, et je ne doute pas qu'on puisse étendre ce résultat à un grand nombre d'autres plantes. *Les grains d'amidon naissent librement dans le protoplasma.*

Voyons maintenant les modifications qui se produisent dans la structure interne de l'embryon pendant la période de maturation de la graine.

2° Modifications de la structure interne de l'embryon pendant la période de maturation de la graine.

Nous venons de montrer que, lorsque l'embryon de la graine, celui du Haricot, par exemple, dont nous avons déjà commencé l'étude, a atteint sa taille définitive, l'axe est souvent en partie décoloré, les cotylédons gardent une teinte verdâtre, et le contenu figuré des cellules de la radicule ou de la tigelle se compose de granules albuminoïdes, aleuriques, très abon-

dants, mélangés au protoplasme et de nombreux grains d'amidon simples, devenus parfois polyédriques par pression réciproque. Ces deux formations figurées, avec le noyau, remplissent à peu près complètement la cavité de la cellule (pl. V, fig. 5). A partir de ce moment, la graine entre dans sa période de maturation, caractérisée par des modifications du contenu des cellules qui ont pour but d'amener les réserves de la graine à leur état définitif, c'est-à-dire à leur état de maturité.

Les seules modifications visibles se rapportent aux grains d'amidon. Ces grains sont lentement attaqués par une diastase et peu à peu digérés; la digestion se fait uniformément par toute la surface. Les grains d'amidon restent ainsi arrondis ou ovales, en se dissolvant peu à peu, et finissent par disparaître. En certains points de l'axe de l'embryon, l'amidon est complètement digéré, ce dont on ne peut juger que parce que la solution iodée ne produit plus de coloration bleue (pl. V, fig. 8, 10); ailleurs, au contraire, les grains d'amidon ont persisté, mais sont plus ou moins réduits, plus ou moins digérés; ici le réactif déterminera l'apparition de points bleus sur le fond jaune des matières albuminoïdes (pl. V, fig. 6, 7, 9).

On comprend dès lors que, dans une espèce donnée, la structure interne des graines mûres puisse varier dans de certaines limites, en ce sens que certaines d'entre elles peuvent encore présenter une partie de l'amidon de la période de formation, tandis que d'autres en sont complètement privées. Ainsi, parmi les graines mûres de Lupin blanc (*L. albus*), il en est qui ne renferment, comme réserve figurée, que des matières albuminoïdes (aleurone); d'autres présentent, en outre, un reste plus ou moins abondant des grains d'amidon antérieurement existants. Ces différences tiennent simplement au degré de maturité, et l'on peut dire que les graines de Lupin sans amidon sont plus mûres que celles qui en renferment encore des traces.

Dans le Ricin, l'embryon de la graine mûre ne renferme plus du tout d'amidon de la période de formation; de même dans

le Pin pignon, dans le Blé. Au contraire, les embryons de Haricot, de Pois, de Maïs, en conservent une notable quantité.

Ainsi, l'amidon produit pendant la période de formation de la graine dans l'axe de l'embryon est essentiellement transitoire; dès qu'arrive la période de maturation, il est digéré et disparaît plus ou moins complètement suivant les genres, les espèces ou même suivant les divers individus d'une même espèce, ces différences permettant d'établir le degré de maturité atteint par la graine, dans une espèce donnée. L'amidon ainsi digéré, c'est-à-dire transformé en glucose, est sans doute combiné ensuite aux substances azotées dissoutes de la cellule pour opérer leur transformation en matières albuminoïdes, matières qui s'ajouteront à celles déjà élaborées par l'embryon. Lorsque ces phénomènes chimiques sont achevés, les réserves sont arrivées à leur état de maturité. Il faut remarquer que nous jugeons simplement de la disparition de l'amidon par l'absence de coloration bleue due à la solution iodée.

Il convient maintenant de se demander si réellement l'amidon a été complètement dissous, ou si une étude très attentive du phénomène ne permettrait pas de découvrir quelque trace de sa substance dans la cellule, à la maturité complète de la graine; car, à cette phase de la vie de la jeune plante, les phénomènes physiologiques internes sont bien atténués, et il se pourrait que la digestion ne portât, dans les points où elle se produit, que sur une partie de la substance amylacée. Eh bien, si l'on observe avec beaucoup de soin le mode de résorption des grains amylacés, on voit que la résorption n'est, en effet, que partielle. Lorsque la réaction bleue ne se produit plus aux points où précédemment se trouvaient des grains d'amidon, — ce qui nous avait fait juger tout d'abord de la disparition complète de ces derniers — il reste, dans la cellule considérée, un corpuscule granuleux, sorte de squelette du grain d'amidon antérieurement existant, de même taille que lui, mais jaunissant par l'iode (pl. V, fig. 8, 10). Par conséquent, lorsque, dans l'axe des graines mûres,

la matière amylacée bleuissante a complètement disparu des cellules, comme dans le *Lupinus albus* (pl. V, fig. 10), il reste dans chaque cellule autant de squelettes amylacés granuleux qu'il y avait préalablement de grains d'amidon normaux. La coloration que prennent ces squelettes dans les réactifs iodés est tantôt jaune, comme celle des grains d'aleurone (Haricot), tantôt jaune rougeâtre (Lupin). Plus tard, à mesure que la graine durcit en perdant de l'eau, ces corps se contractent notablement et deviennent très difficiles à distinguer du protoplasma ambiant.

Lorsque au contraire l'amidon transitoire n'a pas disparu complètement pendant la maturation de la graine (Haricot), lorsque, par exemple, certains grains ont perdu complètement leur matière bleuissante, que d'autres sont restés partiellement intacts, d'autres enfin sont complètement inaltérés, on trouve (pl. V, fig. 7, 9), à côté de ces derniers grains normaux, des grains présentant une enveloppe granuleuse plus ou moins épaisse, jaunissant par l'iode, leur partie centrale bleuissant encore ; ou bien des sphérules granuleuses qui se colorent entièrement en jaune par le même réactif. Ces enveloppes et sphérules ne sont pas autre chose que des squelettes de grains d'amidon mis isolément, c'est-à-dire des grains d'amidon ayant perdu leur matière bleuissante et présentant des caractères nouveaux.

Quelle est la nature chimique de ces squelettes ? M. A. Meyer, dans un travail récent, indiqué précédemment (voyez l'Historique), pense que les squelettes de grains d'amidon obtenus artificiellement, soit par la salive, soit par les acides étendus, ne représentent pas autre chose qu'un produit d'hydratation de la substance, d'ailleurs unique, qui composerait le grain d'amidon normal ; ce produit de transformation serait de l'amylodextrine. Les squelettes formés, comme nous venons de le dire, pendant la vie même de la plante, sont-ils aussi composés de cette dernière substance ? La chose paraît probable, d'après les réactions qu'ils présentent. Mais il faut bien remarquer que ces sque-

lettes ne représentent pas la totalité de la substance des grains d'amidon normaux : une partie a été digérée et utilisée pour achever la maturation de la graine. Si le grain d'amidon ne comprend qu'une seule substance, pourquoi n'est-elle pas complètement digérée là où se produit la digestion?

Il me semble qu'on expliquerait mieux le phénomène dont il s'agit en admettant, comme on l'a fait jusqu'ici avec M. Nægeli, deux substances pour le grain d'amidon : la granulose, qui serait digérée, et l'amylose (ou l'amylodextrine), qui subsisterait sous la forme d'un squelette jaunissant par l'iode.

Quoi qu'il en soit, il faut bien se garder de considérer ces squelettes granuleux, de nature ternaire, comme des leucites, d'autant plus qu'ils présentent, dans les réactifs iodés, une coloration semblable à celle de ces corps albuminoïdes. L'étude du développement de l'embryon montre qu'ils représentent les restes hydratés de grains d'amidon normaux, formés eux-mêmes librement dans le protoplasme. De telles formations n'ont pas encore été signalées ; comme elles jouent, dans la suite de la vie de la plante, un rôle important, il est bon de les désigner d'un nom spécial, qui rappelle leur origine amylacée. Dans une note récente, présentée à la Société botanique de France, j'ai proposé de leur donner le nom d'*amylites*, en réservant naturellement le nom de leucite aux corpuscules albuminoïdes, provenant par exemple de la différenciation du protoplasma. Nous dirons donc que, pendant la période de maturation des embryons, les grains d'amidon de l'axe se transforment complètement ou partiellement en amylites. C'est à cette action chimique qu'est lié leur caractère transitoire.

Il n'est pas sans intérêt de remarquer à quelles erreurs peut conduire l'emploi trop absolu des réactifs pour la reconnaissance des matières albuminoïdes. On voit, en effet, que l'iode colore en jaune un corps ternaire, absolument comme il colore un leucite ou un grain d'aleurone. Ce n'est que par l'étude du développement que nous avons pu nous convaincre

de l'origine ternaire des amylites que plusieurs auteurs ont certainement pris pour des leucites.

Maintenant les amylites sont-ils de nature absolument ternaire, ou bien présentent-ils une petite quantité de matière albuminoïde imprégnant l'hydrate de carbone? Si le grain d'amidon normal est ternaire, il faut admettre, d'après le développement, que son squelette, c'est-à-dire l'amylite, l'est aussi, puisque ce dernier peut s'obtenir artificiellement, soit par la salive, soit par les acides étendus, en dehors du corps de la plante. Si, au contraire, à l'origine, la matière amylacée se dépose en imprégnant un granule protoplasmique, comme nous l'avons dit plus haut, le grain d'amidon définitif et, par suite, l'amylite renfermeront une petite quantité d'azote. Jusqu'à présent rien ne justifie cette dernière manière de voir.

Nous concluons donc de l'étude de la période de maturation des graines que *les grains d'amidon de la tigelle et de la radicule sont en partie digérés pour servir à achever la formation des matières albuminoïdes de réserve et en partie transformés par hydratation partielle en squelettes généralement granuleux d'amylodextrine (?) qui se colorent par l'iode en jaune ou en jaune rougeâtre ; ces squelettes s'appellent amylites.*

3° Développement de l'amidon pendant la germination des graines.

Dans ce chapitre, il ne s'agit que des phénomènes qui se produisent pendant la germination normale, c'est-à-dire à la lumière; un chapitre spécial sera consacré à l'étude de la germination à l'obscurité.

Reprenons, par exemple, les graines de Lupin (*L. albus*). Nous avons dit que celles dont nous nous sommes servis ne présentaient plus trace d'amidon transitoire de la période de formation, pas plus dans leur tigelle ou leur radicule que dans leurs cotylédons. Dans d'autres lots de graines, il peut

subsister çà et là quelques grains plus ou moins complètement intacts.

Les cellules de la radicule et de la tigelle se composent alors d'une membrane cellulosique mince, d'un gros noyau, d'un protoplasma granuleux avec granules aleuriques de réserve et d'un certain nombre d'amylites, généralement disposés en cercle autour du noyau. Ces amylites se présentent sous la forme de corps irrégulièrement arrondis ou ovales, granuleux, denses, et, dans l'eau iodée, ils prennent la coloration jaune rougeâtre, caractéristique de l'amylodextrine.

Déjà, après trois ou quatre jours de germination, alors que la radicule pointe à peine au dehors du tégument, se produit une nouvelle formation d'amidon, également transitoire, comme on le verra dans la suite. Tandis que, pendant la période de formation de la graine, l'amidon se présentait en granules simples, logés dans le protoplasma, ici, ce qui frappe au premier abord, c'est l'apparition de grains composés (pl. V, fig. 11, 12). Chose curieuse, ce sont les amylites qui sont le siège de la formation d'amidon; ce sont eux qui déterminent la production de grains composés. En effet, dès le commencement du dépôt de ce nouvel amidon transitoire, chaque amylite présente deux, trois et jusqu'à dix granulations amylacées qui bleuissent dans l'iode, tandis que le reste de l'amylite garde sa couleur jaune rougeâtre dans ce réactif. Il semble bien que ce soient les granulations d'amylodextrine qui s'imprègnent de substance amylacée pure, normale, de sorte que, lorsque l'amidon se dépose en un assez grand nombre de points à la fois, la coloration jaune de l'amylite ne tarde pas à faire place à une teinte bleue uniforme; à partir de ce moment, il ne reste plus que des traces à peine visibles de la substance propre de l'amylite.

Les granules d'amidon grandissent rapidement; au bout de quelques jours, ils ont complètement envahi l'amylite: ainsi se trouve formé un grain d'amidon composé (pl. V, fig. 13). Généralement, entre les granules amylacés com-

posants et même quelquefois autour du grain d'amidon composé, on trouve des restes de l'amylite que l'on ne distingue bien qu'avec le secours de réactifs colorants.

Le grain d'amidon composé comprend donc deux choses : d'une part, des granules de substance amylacée pure ; d'autre part, des granulations interposées, beaucoup plus fines, quelquefois à peine visibles, d'amylodextrine (pl. V, fig. 12-14).

Je n'ai jamais observé, à cette phase de la germination, des grains d'amidon simples, formés isolément, en dehors des amylites. Cela n'a rien de surprenant. On comprend en effet que la substance amylacée pure cristallise de préférence sur un grain d'amidon déjà existant, ou, celui-ci faisant défaut, dans un amylite qui n'est en somme qu'un grain d'amidon faiblement modifié par hydratation. Il y a là en quelque sorte reprise d'une formation d'amidon, interrompue pendant la phase de repos de la graine. Cela explique pourquoi il y aura autant de grains d'amidon composés pendant la germination qu'il y avait d'amylites au moment de la maturité de la graine.

Parmi les Légumineuses autres que le Lupin, les diverses espèces de Haricots présentent la formation d'amidon transitoire la plus remarquable. On sait que l'axe de ces graines renferme encore, à la maturité, une partie des grains d'amidon qui s'y étaient déposés pendant la période de formation. Les grains d'amidon composés, notamment dans le *Phaseolus multiflorus*, sont extrêmement développés et remplissent presque complètement les cellules ; les coupes de la tige, plongées dans l'eau iodée, y prennent immédiatement une teinte d'un bleu noirâtre. Les granules élémentaires du grain composé sont souvent disposés d'une manière fort régulière (pl. V, fig. 12, 13) : quelquefois, par exemple, on remarque un granule central et d'autres disposés tout autour en une ou deux rangées ; d'autres fois, le grain composé résulte de l'association de granules de forme ovale ou conique, les sommets des cônes étant tournés vers le centre et les bases vers la périphérie, etc.

Les figures 12, 13 et 14, planche V, montrent les aspects variés, souvent fort élégants, de ces grains d'amidon.

Dans le Pois, le Pois-chiche (pl. V, fig. 25), la Vesce, la Gesse, la Fève, la formation d'amidon transitoire est beaucoup moins abondante, et cependant la réserve comprend, dans ces graines, à peu près la même proportion relative d'amidon et d'aleurone que dans les Haricots. Cela tient peut-être à ce que, pendant la germination, les cotylédons de ces graines restent durs, ce qui entrave quelque peu le départ des produits de digestion des réserves vers l'axe de la plantule.

On voit par ce qui précède que, dans une même famille et même dans des graines dont les réserves sont à peu près semblables, la formation d'amidon transitoire de germination a une valeur très variable.

Dans les graines albuminées oléagineuses, comme le Ricin (*Ricinus communis*), le Pin pignon (*Pinus pinea*), qui renferment, comme l'on sait, avec l'huile, une grande quantité de grains d'aleurone, l'amidon transitoire est extrêmement abondant.

Au contraire, dans les graines à albumen féculent, comme les Graminées (Blé, Maïs), je n'en ai jamais observé qu'une faible quantité ; de même dans les Cucurbitacées.

Le mode de développement des grains d'amidon de germination des graines, une fois relié, comme nous l'avons fait, aux phases précédentes de la vie de la jeune plante, ne nous a rien présenté que de très naturel. En effet, où cet amidon pouvait-il facilement se déposer sinon dans les amylites, ces restes, légèrement modifiés par hydratation, de grains d'amidon normaux. C'est pour ainsi dire sur d'anciens grains d'amidon que se dépose l'amidon de nouvelle formation, si bien que la production de cet hydrate de carbone, pendant la germination, ne doit être considérée que comme la continuation du même phénomène de la période de formation, interrompu seulement pendant la durée de la maturation de la graine. Il n'y a réellement de différence que dans l'origine physiologique de la matière amylacée; en effet, pendant la forma-

tion de l'embryon, les grains d'amidon de l'axe proviennent, comme la réserve des cotylédons, de la plante mère, tandis que, pendant la germination, leur production n'est qu'une conséquence de la mise en œuvre des réserves albuminoïdes et ternaires de l'embryon ou de l'albumen, suivant le cas.

Au reste, il n'y aurait rien de surprenant à ce que les grains d'amidon naissent directement dans le protoplasma, sous la forme de granules ou baguettes libres. Nous verrons même que ce phénomène se produit, mais à une phase ultérieure de la vie de la jeune plante, je veux dire après la formation des grains de chlorophylle. Ce dépôt d'amidon de néo-formation sera signalé dans le chapitre consacré à l'étude de ces derniers corps.

Origine physiologique de l'amidon transitoire de germination. — Disons maintenant quelques mots des substances de réserve qui, une fois digérées, fournissent la matière amylacée qui se déposera sous forme de grains d'amidon dans l'embryon tout entier. Pour savoir quelle est, à cet égard, l'importance relative des diverses substances de réserve, recherchons quelle est la proportion d'amidon produite pendant la germination de graines diverses, possédant plus abondamment l'un ou l'autre des principes immédiats essentiels de réserve, soit l'aleurone, soit l'amidon, soit l'huile.

Comme type de graines riches en matières albuminoïdes, nous citerons le Lupin : on sait que, lorsque la graine est arrivée à complète maturité, la réserve figurée se compose exclusivement de grains d'aleurone. Nous ne parlons pas des amylites, puisqu'ils ne sont pas digérés pendant la germination ; nous faisons, d'autre part, abstraction des substances dissoutes que peuvent renfermer les cellules. C'est ainsi que les Lupins contiennent, d'après les analyses de M. Van Tieghem, une petite quantité de saccharose. On peut dire, sans crainte de commettre une grande erreur, que ces substances dissoutes sont en trop petite quantité pour influer d'une manière tant soit peu sensible sur la formation d'amidon pendant la germination.

Comme exemples de graines riches en matière amylacée, citons les Graminées, certaines Papilionacées (Haricot, etc.); mais ici l'amidon n'est pas la seule substance de réserve : il s'y associe toujours une certaine quantité d'aleurone.

Enfin, comme exemples de graines oléagineuses, rappelons le Ricin, le Pin pignon; ici encore l'huile est associée à des grains d'aleurone.

Eh bien, si la formation d'amidon transitoire pendant la germination est très abondante dans le Ricin et le Pin pignon d'une part, dans le Haricot, etc., d'autre part, il ne faut pas oublier qu'elle n'est guère moindre dans le Lupin, graine qui, cependant, n'a parmi ses réserves ni huile, ni amidon. Dans les graines amylacées, qu'elles aient ou non un albumen, il y a des différences notables suivant les plantes : ainsi, dans le Haricot, la production d'amidon est incomparablement plus intense que chez les Graminées, le Maïs et le Blé, par exemple. La différence de structure, au point de vue des réserves, ne réside que dans les matières protéiques : les graines des Graminées en renferment beaucoup moins que celles des Papilionacées.

M. Sachs (1), dans ses différents travaux sur la germination, exprime cette idée que, dans les graines oléagineuses, c'est l'huile, et dans les graines amylacées l'amidon, qui se transforment en amidon transitoire pendant la germination. Dans les graines à réserve amylacée, le glucose qui provient de la digestion de l'amidon de réserve se déposerait de nouveau en partie sous forme de grains d'amidon, soit dans les organes où il se trouvait déjà (graines sans albumen), soit seulement dans l'embryon (graines avec albumen), auquel cas le sucre viendrait de l'albumen. Nulle part il n'est question du rôle que peuvent jouer les matières albuminoïdes, tant dans les graines oléagineuses que dans les graines amylacées.

Déjà A. Gris (2), discutant l'opinion de M. Sachs, cite

(1) Sachs. Voyez l'indication de ces travaux dans l'Historique.

(2) Gris, *Recherches physiologiques sur la germination* (Conclusions).

quelques faits qui la rendent assez improbable. C'est ainsi, par exemple, que les graines de Buglosse, qui sont très riches en matières oléagineuses, ne donnent presque pas d'amidon transitoire, tandis que le Cytise, qui a moins de matières grasses, mais qui est plus riche en matière aleurique, forme beaucoup de granules amylacés dans l'embryon. D'autre part, d'après M. Godfrin (1), les graines à cotylédons tuberculeux, dont la réserve est exclusivement amylacée (Marronnier, etc.), ne forment pas, dans leurs cotylédons, d'amidon transitoire de germination. Les autres graines, au contraire, en présentent toutes. Cela suppose déjà que, dans les graines amylacées et aleuriques (Haricot), ce n'est pas l'amidon de réserve qui forme nécessairement l'amidon transitoire, contrairement à l'idée de M. Sachs. D'ailleurs, l'observation montre que l'amidon transitoire est formé dans les cotylédons, alors que les grains d'amidon de réserve ne sont pas encore attaqués et que l'aleurone seule est en partie digérée. Enfin, l'on sait que les graines qui n'ont comme réserve figurée que des matières albuminoïdes (Lupin) sont le siège d'une importante formation d'amidon pendant la germination.

Il résulte de ces faits que les matières albuminoïdes sont très probablement de première importance pour la production de l'amidon transitoire au moment de la germination des graines. Ces matières se dédoublent par oxydation en un hydrate de carbone (substance amylogène) et un produit azoté dont la molécule est plus riche en azote que la matière albuminoïde. Peut-être même se forme-t-il plusieurs produits azotés. L'aleurone des Lupins, par exemple, se dédouble en amides (*asparagine, tyroleucine, ...*) et en matière amylacée, probablement sous l'influence de l'oxydation très active dont les graines sont le siège pendant la germination. M. Godfrin a déjà appelé l'attention sur un pareil mode de transformation des substances protéiques pour la production d'amidon. Une solution définitive de cette question ne pourrait

(1) Godfrin, *Anatomie comparée des cotylédons.*

être donnée qu'avec des graines dont les réserves fussent exclusivement albuminoïdes. Malheureusement, on ne connaît pas d'exemple de pareilles graines. Mais il en est qui s'en rapprochent beaucoup et qui nous donnent, sinon la certitude, du moins une très grande probabilité en faveur de la formation de matière amylacée par dédoublement des albuminoïdes. Les Lupins, dont nous parlions tout à l'heure, ne renferment dans leurs cotylédons, avec l'aleurone, qu'une petite quantité de sucre de canne. Or, en laissant ces graines, pendant quelques jours, dans des conditions convenables dans l'eau pure, une partie du sucre exosmosera dans ce liquide, comme l'a montré M. Van Tieghem, et l'on se trouvera ainsi plus rapproché encore de la graine idéale à réserve exclusivement albuminoïde. A la suite de leur séjour dans l'eau, les graines de Lupin continuent à former de l'amidon pendant la germination.

Il faut donc admettre que, partout où des matières albuminoïdes de réserve sont mises en œuvre par le fait de la germination, il se forme un hydrate de carbone soluble, susceptible de se déposer sous la forme de grains d'amidon, à moins qu'il ne soit trop rapidement consommé par l'organisme qui se nourrit des réserves digérées. Il va sans dire que cela n'infirme en rien l'importance des matières oléagineuses et de l'amidon de réserve pour la même formation ; mais elles agissent seulement en associant leurs effets à ceux des matières albuminoïdes. C'est en particulier lorsque la réserve se compose d'huile et d'aleurone que l'amidon transitoire de germination est le plus abondant (Ricin). Nous dirons donc que lorsque la réserve se compose soit de matières albuminoïdes et oléagineuses, soit de matières albuminoïdes et d'amidon, chacune des deux substances figurées contribue à la formation de l'amidon transitoire ; mais la prépondérance, comme substance amylogène, appartient aux matières protéiques. Car l'aleurone, à elle seule, est capable d'engendrer de l'amidon ; tandis que les matières oléagineuses et l'amidon de réserve n'ont ce pouvoir que lorsqu'elles sont associées à l'aleurone.

La conclusion principale de ce chapitre est que *l'amidon transitoire, produit dans l'axe des plantules pendant la germination des graines, se dépose dans des amylites, et que son origine physiologique doit être rapportée essentiellement aux dédoublements des matières albuminoïdes de réserve.*

L'amidon qui se forme ainsi dans les plantules est essentiellement transitoire. Comme son existence éphémère est liée intimement au développement des grains de chlorophylle, nous reportons au chapitre relatif à l'évolution des grains d'amidon les phénomènes dont ces grains sont le siège, à partir du moment où ils commencent à disparaître, jusqu'au moment où les grains de chlorophylle sont complètement constitués dans les cellules à leurs dépens.

b. DÉVELOPPEMENT DE L'AMIDON DE RÉSERVE.

Dans le précédent chapitre, nous avons étudié une formation d'amidon transitoire. Il nous faut maintenant établir comment naît l'amidon dans des organes où cet hydrate de carbone forme une réserve nettement caractérisée, composée de grains de grande taille. Il était, en effet, intéressant de savoir si, dans ces cas, l'amidon naît dans des leucites, suivant la loi généralement admise, ou si nos précédents résultats sur l'absence de ces corpuscules albuminoïdes devaient trouver ici une éclatante confirmation.

Des observations fort attentives et souvent répétées nous ont montré que les grains d'amidon de réserve peuvent, comme les grains d'amidon transitoires, se former sans l'intervention d'aucune espèce de leucite. Il s'agit ici principalement du tubercule de la Pomme de terre (*Solanum tuberosum*), au sujet duquel de nombreuses observations ont déjà été faites, et de quelques autres organes qui sont le siège de matières de réserve, par exemple les racines-tubercules de l'*Alstrœmeria psittacina*, les cotylédons de Haricot, de Fève, etc.

Relativement à la naissance de l'amidon de réserve de la Pomme de terre, M. Schimper figure, dans la planche qui accompagne ses observations sur l'origine de l'amidon (1), des leucites arrondis, incolores comme siège de la matière amylacée. A la périphérie de ces leucites se dépose, d'après cet auteur, un granule d'amidon (quelquefois même deux), qui, en grandissant, devient bientôt un gros grain excentrique, présentant toujours le leucite générateur au milieu de son côté élargi et le hile près de l'extrémité opposée à ce même leucite. Cette structure excentrique des grains d'amidon est même déterminée, d'après M. Schimper, par la situation du leucite, qui est resté unilatéral par rapport au grain amylacé, le hile correspondant toujours au côté opposé au leucite.

Pour ma part, je n'ai jamais observé de pareilles connexions entre un leucite et un grain d'amidon dans la Pomme de terre. Cette formation d'amidon représente au contraire pour moi l'exemple le plus net d'un développement libre d'amidon, dans des cellules où il n'existe pas trace de leucites. Les observations ne peuvent laisser place à aucun doute sur la véritable nature des phénomènes. J'engage les botanistes qui voudraient vérifier les principaux résultats de ce travail, à étudier l'origine ainsi que les transformations ultérieures de l'amidon de la Pomme de terre, mais en prenant toutes les précautions pour obtenir des tubercules qui soient favorables à l'observation.

Il faut choisir sur les rameaux souterrains de jeunes tubercules qui n'aient pas plus de 1/2 à 1 millimètre de longueur; et, même à cet âge, il est quelquefois trop tard pour suivre le développement de l'amidon, les cellules étant déjà remplies de grains d'amidon assez gros. Cela tient à ce que, dès leur première apparition, les granules amylacés grandissent avec une extrême rapidité, et c'est le moment juste de leur production qu'il faut saisir pour être bien renseigné

(1) Schimper, *Unters. über die Ens. der Stärkekörner*, 1880 (*Bot. Zeit.*).

sur leur mode de naissance. Certains de ces jeunes tubercules de 1 à 2 millimètres de longueur, ovales, à sommet libre légèrement acuminé, se distinguent par le grand développement des cellules de l'écorce et surtout de la moelle. Dans ces cellules, la formation de l'amidon est notablement retardée, à en juger par la comparaison avec d'autres tubercules de même grandeur, généralement déjà bourrés d'amidon, et devient dès lors plus facilement observable. Un jeune plant de Pomme de terre peut fournir plusieurs de ces petits tubercules favorables aux recherches dont il s'agit ici; ce n'est qu'après de nombreuses recherches infructueuses que le hasard me les a fait découvrir.

Faisons maintenant, et de préférence dans des tubercules frais, des coupes successives, depuis le sommet atténué de ces jeunes formations jusqu'à leur base en contact avec le rameau souterrain, et examinons la nature du contenu des cellules (pl. VIII).

Au sommet, les grandes cellules de la moelle renferment un protoplasma finement granuleux et un gros noyau généralement central. Le protoplasma, à cause de leur grand développement, ne forme qu'un mince revêtement pariétal, et un revêtement périnucléaire, les deux étant reliés l'un à l'autre par des bandelettes irrégulières. Le suc cellulaire est déjà très abondant.

Dans les parties un peu plus âgées (pl. VIII, fig. 120, 124), les premières traces d'amidon apparaissent constamment autour du noyau, dans le protoplasma qui enveloppe ce dernier, souvent contre le noyau lui-même. La forme des grains d'amidon très jeunes que la solution iodée nous révèle est variable, suivant les tubercules que l'on examine. Tantôt ce sont de longues baguettes, très déliées, simples, ressemblant à des sortes d'aiguilles d'une ténuité extraordinaire (pl. VIII, fig. 120, 124); on en voit de tellement fines qu'elles échappent pour ainsi dire à l'observation la plus attentive, et, sans aucun doute, il existe des phases plus jeunes de ces formations que l'imperfection de nos microscopes laisse passer

complètement inaperçues. D'autres fois, on observe de fins granules ovales ou fusiformes, toujours disposés, souvent en grand nombre, autour du noyau (pl. VIII, fig. 127, 128), ou bien de petites granulations arrondies, isolées, qui, dans la solution iodée, se présentent comme des ponctuations bleues au milieu des granulations protoplasmiques non moins ténues, jaunies par le même réactif. Enfin il peut arriver que les granules amylacés, dont le nombre est alors considérable, se groupent par petites files de deux à quatre granules dans le protoplasma périnucléaire et même dans le protoplasma pariétal (pl. VIII, fig. 132, 133). Ce dernier nous a présenté parfois des files très nombreuses et très longues de granules amylacés, placées irrégulièrement contre la paroi de la cellule et faisant légèrement saillie intérieurement, étant donnée la minceur du revêtement protoplasmique pariétal (pl. VIII, fig. 133).

Quelles que soient la forme et la disposition des granules amylacés à l'origine, leur développement se fait toujours de la même manière : ils naissent librement dans le protoplasma des cellules, où d'ailleurs il n'existe pas autre chose qu'une gelée protoplasmique granuleuse et, par conséquent, pas de leucites. On ne saurait observer de phénomène plus net, et l'on peut ajouter, grâce à la différence de forme entre les longues baguettes amylacées et les granulations protoplasmiques, que l'amidon se dépose dans les interstices des granulations protoplasmiques, et non dans les granules albuminoïdes mêmes.

La croissance ultérieure des grains d'amidon, jusqu'à leur état adulte, se fait également sans aucune espèce d'intermédiaire autre que le protoplasma et le noyau. Cette croissance a lieu très rapidement pendant les premiers temps du développement ; les grains ont alors une structure homogène (pl. VIII, fig. 121, 129, 134). Ce n'est que plus tard qu'ils se différencient pour présenter la structure excentrique que l'on connaît. Ils restent toujours noyés dans les granules albuminoïdes assez abondants que renferme la cellule adulte.

La forme des grains adultes est fort variable : tantôt ces grains sont arrondis ou régulièrement ovales ; plus fréquemment irrégulièrement ovales, c'est-à-dire avec une extrémité élargie opposée au hile, celui-ci occupant la partie subterminale de l'extrémité plus étroite; quelquefois ils sont irréguliers, par exemple munis à leur côté élargi de deux prolongements, ou bien triangulaires (pl. VIII, fig. 130).

Il n'y a donc rien d'absolument constant dans la forme des grains d'amidon de la Pomme de terre. A supposer qu'il y ait des leucites, ce qui n'est pas, et que ces leucites aient bien réellement la fonction imaginaire que leur attribuent certains auteurs, ces différences de forme, souvent profondes, trouveraient bien difficilement dans cette théorie une explication satisfaisante.

Quand les grains d'amidon naissent par files de trois ou quatre granules chacune (pl. VIII, fig. 132), le développement présente quelques particularités. Supposons une file de trois granules amylacés (pl. VIII, fig. 134-137). On conçoit qu'entre ces granules puissent se trouver une ou plusieurs granulations protoplasmiques, sans quoi il n'y aurait pas de raison pour que les granules amylacés ne fussent pas en contact. Ces granules grandissent simultanément, tout en se maintenant les uns à la suite des autres, et forment une sorte de grain ovale ou fusiforme composé. Pendant quelque temps, l'iode montre, par la coloration bleue, les trois grains d'amidon constitutifs plus ou moins nettement distincts ; entre eux se trouve une zone qui ne se colore encore que faiblement par ce réactif (pl. VIII, fig. 134). Sans doute les granulations protoplasmiques qui étaient interposées aux granulations ou baguettes amylacées élémentaires ont été peu à peu imprégnées par la substance amylacée et ont désormais fait corps avec les granules d'amidon. Toujours est-il qu'un peu plus tard, lorsque le grain n'a tout au plus que le cinquième de sa taille définitive, les trois grains élémentaires se sont soudés en un seul, le plus souvent ovale, homogène ; si bien que le nombre des granulations amylacées du jeune âge devient désormais im-

possible à déterminer (pl. VIII, fig. 135-137 à droite). Ce n'est qu'à partir de ce moment que le grain se différencie pour présenter ses couches concentriques. Il faut ajouter toutefois que certains grains d'amidon adultes, allongés en baguettes, sont simplement divisés par des lignes en arc de cercle, au lieu de présenter des couches concentriques (pl. VIII, fig. 122); ces lignes semblent correspondre aux intervalles qui séparaient dans le jeune âge les granules élémentaires, maintenant soudés en un grain d'amidon unique.

L'étude du développement de l'amidon dans la Pomme de terre nous montre avec la dernière évidence que *les grains d'amidon de réserve peuvent naître et grandir sans l'intervention de leucites et présenter dans ces conditions un hile excentrique, ce qui jette quelque doute sur les fonctions de générateur d'amidon et de régulateur de la croissance attribuées à ces corpuscules albuminoïdes quand ils existent.*

Dans quelques jeunes tubercules de la taille de ceux qui nous ont servi à étudier le mode de développement de l'amidon (2 à 6 millimètres de longueur), on ne trouve, ni dans l'écorce ni dans le cylindre central, aucune trace d'amidon. Ils se distinguent de ceux qui sont amylifères par la moins grande fermeté de leurs tissus. On peut remarquer dans leurs cellules, sur les noyaux, une bande circulaire très régulière de petits leucites arrondis. La figure 145, planche VIII, montre leur disposition. Ces leucites n'ont aucun rapport avec la formation d'amidon de réserve ; nous avons vu, en effet, qu'ils n'existent pas dans les cellules amylifères. Très rarement j'ai observé dans ces tubercules pourvus de leucites quelques fines baguettes amylacées en voie de développement ; mais toujours ces baguettes naissaient isolément et restaient sans lien aucun avec les leucites (pl. VIII, fig. 146). Ces tubercules stériles s'arrêtent d'ailleurs bientôt dans leur développement. Outre les leucites, on voit çà et là, dans l'écorce et le cylindre central, des cellules qui sont absolument remplies d'un contenu cristallin, insoluble dans l'acide acétique, ne se colorant pas en jaune par l'iode. Il

semble cependant que ce soient là des matières albuminoïdes.

Une autre plante où le développement de l'amidon de réserve se fait de la même manière que dans la Pomme de terre est l'*Alstrœmeria psittacina*, que le hasard a mis à ma disposition (pl. VIII, fig. 123, 131). Les racines tubercules de cette plante sont même très favorables à l'étude de la formation d'amidon, à cause de la transparence des cellules.

Au sommet du tubercule, les cellules présentent, autour du noyau, une matière protoplasmique très finement granuleuse, qui forme comme un nuage tout autour du noyau. Ce nuage se colore en jaune par l'iode. Il ne renferme aucune substance étrangère.

Dans des cellules un peu plus âgées, on observe dans le protoplasma une foule de granules amylacés de même taille que les granulations protoplasmiques (pl. VIII, fig. 123). On est même tenté au premier abord de les considérer comme des granulations protoplasmiques imprégnées de substance amylacée bleuissante. On éprouve parfois la même illusion dans l'étude de la Pomme de terre. Seulement, dans ce dernier cas, l'amidon naît fréquemment, comme nous l'avons dit tout à l'heure, sous la forme de baguettes allongées très ténues, et il est naturel alors de les considérer comme développées entre les granules protoplasmiques, dans le suc qui occupe les interstices de ces granulations. Nous considérerons de même les granules amylacés de l'*Alstrœmeria* comme morphologiquement indépendants du protoplasma. Cette plante nous offre un nouvel exemple, et des plus nets, d'une formation d'amidon opérée sans le secours de leucites.

Lorsqu'on laisse séjourner un tubercule d'*Alstrœmeria* dans l'alcool, les grains d'amidon adultes, généralement simples et arrondis, présentent une enveloppe, parfois assez mince, le plus souvent irrégulière, qui se continue avec le protoplasma voisin dont elle n'est d'ailleurs qu'une simple dépendance ; cette enveloppe jaunit par l'iode (pl. VIII, fig. 126). Il serait puérile de la considérer, lorsqu'elle est mince et régulière, comme un leucite ; on reconnaît sans peine qu'elle est une

dépendance du protoplasma et qu'elle est due à la contraction de ce dernier par l'alcool. A l'état frais, les grains d'amidon ne présentent, sans aucun doute, aucune espèce de membrane enveloppante (pl. VIII, fig. 125). Ils naissent librement dans le protoplasme et grandissent de même.

On trouverait sans doute bien d'autres plantes qui sont le siège d'une formation libre d'amidon de réserve. Les exemples qui viennent d'être étudiés suffisent au but que nous nous sommes proposé, à savoir la vérification de la théorie des leucites. *Ils infirment, en effet, d'une manière formelle, le principe admis jusqu'ici, d'après lequel les grains d'amidon naissent toujours dans des leucites et présentent une structure excentrique lorsque le leucite est en contact avec eux par un seul côté.*

L'étude de la Pomme de terre sera reprise dans un chapitre ultérieur au point de vue du développement des grains de chlorophylle.

c. DÉVELOPPEMENT DE L'AMIDON DANS LES FLORIDÉES.

On sait qu'un très grand nombre de Floridées sont le siège d'une formation abondante de grains arrondis ou ovales, différenciés en couches concentriques, présentant la croix noire à la lumière polarisée et se colorant par la solution d'iode soit en jaune, soit en jaune-rougeâtre. Ces grains qui se produisent dans toute l'étendue du thalle sont considérés comme une variété spéciale de grains d'amidon (1).

D'après des recherches récentes de M. A. Meyer (2), les squelettes de grains d'amidon normaux que depuis MM. Nægeli, H. Mohl, on considère comme formés d'amylose, ne seraient pas autre chose que de l'amylodextrine. Ce produit a été obtenu pour la première fois, comme l'on sait, par Musculus en 1870 par l'action lente des acides étendus sur l'amidon normal. Les squelettes de grains d'amidon représen-

(1) Ph. Van Tieghem : Sur les globules amylacés des Floridées (*Comptes rendus*, LXI, 1865).

(2) A. Meyer. Voyez *Bot. Zeit.*, 15 oct. 1886.

teraient, par conséquent, un produit d'hydratation du grain d'amidon normal, qui, d'après M. Meyer, ne contient qu'une et non pas deux substances. Il y aurait donc lieu d'abandonner les mots granulose et amylose employés jusqu'ici dans la science et de ne plus conserver que le mot amidon, pour désigner la substance unique des grains bleuissant par l'iode.

Il résulte de là que les grains ternaires qui, chez les Floridées, présentent dans la solution iodée une coloration jaunâtre, seraient des grains d'amylodextrine.

On rencontre aussi parfois, dans ces plantes, des grains d'amidon normaux qui prennent dans l'iode une belle coloration bleue. Mais il en est un grand nombre qui, par le même réactif, se colorent en rouge-acajou. Ces derniers ne renfermeraient pas seulement de l'amylodextrine, mais une certaine quantité d'amidon pur et de la dextrine.

Tels sont au moins les résultats des recherches entreprises par l'auteur précité sur la composition des grains d'amidon qui se colorent en rouge par l'iode (ces études s'appliquent à des plantes phanérogames). M. Meyer pense qu'à l'origine, le grain d'amidon rougissant dans l'iode se compose, dans ce cas, comme d'habitude, d'une petite masse d'amidon pur, bleuissant par les réactifs iodés ; pendant sa croissance, la diastase le pénètre, en passant entre les cristalloïdes rayonnants élémentaires, les transforme en partie en amylodextrine et même en dextrine ; parfois se produit un peu de glucose, si l'hydratation est plus active, mais il diffuse rapidement dans la cellule. De sorte que le grain d'amidon adulte renferme, outre la substance amylacée normale, de l'amylodextrine et de la dextrine.

Ainsi se constitueraient les grains d'amidon rougissant par l'iode.

Dans plusieurs Floridées, nous avons rencontré des grains d'amidon qui, à l'origine et même à l'état adulte, présentaient la coloration bleue et étaient par conséquent composés d'amidon pur. Mais, à l'état adulte, la plupart des grains ont la coloration-rouge acajou caractéristique, dans laquelle

on soupçonne cependant, dans certains cas, la coloration bleue. Il n'est pas rare d'observer de ces grains d'un bleu rougeâtre, dans quelques genres (1).

Quel que soit le sort des documents nouveaux introduits dans la science par M. Meyer, occupons-nous de rechercher l'origine de ces grains d'amidon spéciaux des Floridées. C'est, en effet, cette origine qui nous intéresse directement, d'autant plus que chez ces plantes, on le sait depuis longtemps, les grains d'amidon ne naissent pas dans les chromatophores, mais dans le protoplasma des cellules. Se forment-ils là dans des leucites spéciaux, qui proviendraient de la différenciation du protoplasma, ou bien prennent-ils naissance sans l'intermédiaire de pareils corpuscules?

L'observation montre que le mode de développement de l'amidon des Floridées doit être rattaché aux divers cas de formation libre d'amidon, signalés dans les précédents chapitres.

Avant de décrire le mode de naissance de l'amidon, disons quelques mots de son origine physiologique. Plusieurs auteurs ont étudié la question à ce point de vue : leurs manières de voir sont loin d'être concordantes.

M. Schmitz, par exemple, admet que non seulement l'amidon des Floridées se dépose dans le protoplasma de la cellule (cytoplasma), mais est élaboré par lui. Il observe toutefois que les grains amylacés se trouvent fréquemment dans le voisinage immédiat des chromatophores et pense dès lors que ces derniers exercent tout au moins une action indirecte dans leur production (2). Les chromatophores laissent peut-être exsuder une substance soluble qui serait reprise ensuite par

(1) Dans les graines amylacées en germination, on observe fréquemment des grains d'amidon qui bleuissent d'abord et, plus tard, se colorent en rouge dans l'eau iodée. M. Sachs l'a montré pour le Blé, M. Meyer pour des rhizomes et diverses graines. J'ai remarqué aussi ce phénomène dans le Haricot, la Vesce... Dans ces cas, il ne semble pas que l'explication donnée par M. Meyer puisse être mise en doute.

(2) Schmitz, *Beiträge zur Kenntniss der Chromatophoren* (*Pringsheim's Jahrb. für wissensch. Botanik*, 15 Band, 1 Heft, 1884).

le cytoplasma et transformée par lui en matière amylacée.

Ce serait donc l'action combinée des chromatophores et du protoplasma qui donnerait naissance aux grains d'amidon.

M. Schimper exprime une autre manière de voir. D'après lui, les grains d'amidon, dans certaines espèces de Floridées, sont le plus fréquemment en rapport avec le noyau, et non avec les chromatophores; même quand la formation d'amidon est abondante, ils sont souvent très éloignés de ces derniers. M. Schimper pense que, d'une part le protoplasma transforme en amidon un produit venant de l'assimilation du carbone, et, d'autre part, que le noyau a la propriété de laisser exsuder une substance analogue qui dans le protoplasma ambiant est transformée en amidon comme la première. C'est même au noyau que cet auteur attribue la prépondérance, comme organe fournissant les matériaux qui ultérieurement sont élaborés pour former la matière amylacée.

J'ai étudié principalement le développement de l'amidon dans le *Polysiphonia elongata*, le *Sphærococcus coronopifolius*...

Prenons, par exemple, le *Sphærococcus coronopifolius*. Dans les parties subterminales des rameaux dichotomes de cette Algue, les cellules présentent une membrane épaisse, un protoplasma pariétal ne formant qu'une mince couche, et, çà et là dans ce protoplasma, des corpuscules arrondis, granuleux, nettement différenciés, colorés en rouge, c'est-à-dire des érythroleucites (pl. VII, fig. 96).

Les granules amylacés naissent dans le protoplasma, sans présenter aucun groupement particulier par rapport aux érythroleucites ou au noyau. Ils apparaissent d'abord sous la forme de grains très fins, ovales ou fusiformes; quelquefois ils sont simples (pl. VII, fig. 96); plus fréquemment ils se montrent composés de trois ou quatre granulations ou baguettes placées les unes à la suite des autres. La figure 97-98, planche VII, montre les diverses dispositions que présentent ces grains d'amidon à l'origine. Ils naissent librement dans le protoplasma, sans leucites; il n'y a pas à en douter. Là où ils se produisent, le protoplasma pariétal est légèrement

soulevé vers l'intérieur de la cellule. Par une illusion d'optique, il semble que ces petits renflements protoplasmiques, renfermant un ou plusieurs granules amylacés, soient limités par une sorte de membrane qui recouvre en quelque sorte les granules amylacés intérieurs. Cette fausse membrane se montre surtout quand les baguettes amylacées sont composées de plusieurs granulations placées bout à bout. Il est facile de reconnaître, par l'examen des grains d'amidon au moment même de leur apparition, qu'ils ne présentent aucune espèce d'enveloppe et qu'ils se sont simplement déposés dans le protoplasma; ce n'est qu'après le léger soulèvement du protoplasma par le grain d'amidon en voie de croissance que l'on croit apercevoir une membrane. D'ailleurs, dès que les grains ont acquis une certaine taille, on voit encore qu'ils n'ont de rapports qu'avec le protoplasma de la cellule et qu'ils ne sont inclus dans aucune espèce d'enveloppe.

Ces petites baguettes amylacées, ainsi nées au sein du protoplasma, présentent souvent, par l'action de l'eau iodée, une coloration bleue nette; parfois leur teinte dans ce réactif est déjà d'un bleu rougeâtre. Elles grandissent rapidement en s'arrondissant peu à peu et en différenciant leurs couches concentriques. Chacune d'elles donne un grain simple (pl. VII, fig. 97-99). Quand les baguettes amylacées sont multiples, c'est-à-dire formées de deux à quatre granules élémentaires, ces granules ne tardent pas à se souder par suite de la croissance et donnent aussi finalement un grain simple (pl. VII, fig. 99). Jamais je n'ai observé de formation de grains d'amidon composés.

La formation d'amidon dans les *Sphærococcus* est très abondante; un grand nombre de cellules sont complètement remplies de gros grains de cet hydrate de carbone (pl. VII, fig. 97 *bis*).

Dans les autres Floridées que nous avons étudiées, les phénomènes se passent absolument de la même manière. Dans le *Polysiphonia elongata*, par exemple, on peut voir dans les parties très jeunes où apparaît l'amidon une foule de ces petites

baguettes, soit simples, soit multiples, d'une ténuité extraordinaire, et qui ne sont pas autre chose que l'état initial des grains d'amidon (pl. VII, fig. 101). Ces baguettes sont souvent fort nombreuses; lorsqu'elles ne sont pas trop allongées, on peut les confondre avec les granulations protoplasmiques. J'ai même observé plusieurs fois que, dans leur très jeune âge, certaines baguettes jaunissent simplement par l'iode, tandis que d'autres présentent déjà par ce réactif la coloration bleue ou acajou. Il semblerait que, dans le premier cas, le granule d'amidon ne soit pas composé de substance amylacée pure, et qu'il ne s'imprègne que plus tard de substance bleuissante ou rougissante. Peut-être aussi le réactif ne pénètre-t-il que difficilement les granulations très ténues dont il est question.

Certaines de ces plantes présentent ce caractère particulier que les membranes cellulaires prennent dans l'eau iodée une teinte rougeâtre absolument semblable à celle que présentent les grains d'amidon adultes.

Ainsi, dans les Floridées, les gra..... amidon naissent directement dans le protoplasma, sans le secours de leucites, et ne présentent aucun rapport morphologique déterminé, au moins dans les genres que nous avons étudiés, ni avec les chromatophores, ni avec le noyau. Les phénomènes sont analogues à ceux que nous ont présentés les plantes supérieures, comme la Pomme de terre, les plantules, etc.

Si la théorie d'après laquelle les grains d'amidon doivent toujours naître dans un leucite est réellement l'expression de la vérité, pourquoi ceux des Floridées naissent-ils librement dans le protoplasma et non dans les érythroleucites? Car ceux-ci ne renferment jamais trace d'amidon.

d. DÉVELOPPEMENT DE L'AMIDON DANS LE PÉRICARPE DES LÉGUMINEUSES.

Le péricarpe des Légumineuses Papilionacées est le siège d'une abondante formation d'amidon transitoire, intéressante à divers égards.

Dès les premiers temps de son développement, lorsqu'il n'a guère que quelques millimètres de longueur, le pistil présente les premiers granules amylacés (Haricot, Pois, Fève). Ces granules naissent directement dans le protoplasma qui, dès le très jeune âge, est déjà uniformément coloré en vert; il n'existe pas de chloroleucites dans les cellules (pl. VI, fig. 57, 58). Nous signalons simplement ici cette formation pour rappeler qu'elle constitue un exemple de plus à ajouter à ceux étudiés dans les chapitres précédents, touchant la naissance libre des grains d'amidon. Dans le prochain chapitre, qui est relatif à la formation des grains de chlorophylle, nous aurons occasion de reprendre les péricarpes et d'y étudier en détail le mode de développement des grains de chlorophylle. Cette étude est d'un grand intérêt; elle nous montre, en effet, que les modifications subies par les grains d'amidon, dans le cours de leur existence, sont intimement liées à la production des grains verts, si bien qu'on ne peut étudier les grains d'amidon sans être amené à suivre parallèlement le développement des grains de chlorophylle.

Enfin, dans les figures 102, 103 de la planche VII, nous avons représenté le mode de développement de granules ou baguettes amylacés, d'une part dans le poil absorbant d'une spore d'Équisétum en voie de germination, de l'autre dans un jeune poil pris sur un pistil de Haricot. Dans les deux cas, on voit nettement que les grains d'amidon naissent directement dans le protoplasma.

La spore mûre d'Équisétum ne renfermait aucune trace d'amidon; dans le protoplasma se trouvaient de nombreux corpuscules granuleux, à peine distincts des granulations albuminoïdes ambiantes. Ces corpuscules sont-ils des leucites ou des amylites? Je ne saurais me prononcer sur ce point, n'ayant pu étudier le contenu cellulaire pendant le développement de la spore. Toujours est-il qu'au moment de la germination, des grains d'amidon s'y déposent, les envahissent plus ou moins complètement et forment des grains composés (pl. VII, fig. 102). Plus tard, ces derniers se transforment en

gros grains de chlorophylle. La partie vraiment intéressante de la spore en germination, pour la question qui nous occupe maintenant, est le tube radiculaire ou poil absorbant de la spore (pl. VII, fig. 102, *a*); en effet, on voit avec la dernière évidence naître librement, dans le protoplasma pariétal incolore, de nombreuses baguettes amylacées très fines, les unes simples, les autres composées d'une petite file de granules, absolument comme dans la Pomme de terre, dans les Floridées, etc. Il n'existe pas trace des corpuscules granuleux de la spore, sinon au voisinage immédiat de cette dernière. Le développement indépendant des grains d'amidon du poil absorbant, grains qui disparaissent d'ailleurs quelques jours après, me fait penser que les corpuscules granuleux de la spore sont des amylites. On se rappelle que nous en avons déjà trouvé dans les graines mûres. Leur présence n'aurait donc rien de surprenant dans les spores des Cryptogames vasculaires, qui présentent pendant leur existence des phénomènes physiologiques généraux analogues à ceux des graines.

e. RÉSULTATS RELATIFS AU MODE DE DÉVELOPPEMENT DE L'AMIDON.

De l'ensemble des recherches exposées dans les quatre chapitres précédents résultent les conclusions suivantes :

1° Fréquemment l'amidon naît directement dans le protoplasma, sans l'intermédiaire de leucites;

2° La croissance des grains amylacés n'est pas moins indépendante que leur production des corps figurés que peut renfermer la cellule, puisque ces grains restent toujours complètement entourés de protoplasma pendant leur croissance;

3° Des grains d'amidon à hile excentrique peuvent se produire par naissance libre dans le protoplasma (Pomme de terre);

4° Le plus souvent les grains d'amidon apparaissent dans le protoplasma périnucléaire et non dans le protoplasma pariétal; parfois ils recouvrent complètement le noyau. Il est difficile

de ne pas reconnaître que le noyau joue un rôle physiologique important dans l'élaboration de la substance amylacée.

En présence de ces faits, on peut se demander si, dans le cas où l'amidon naît dans un leucite ou un chloroleucite, le rôle du leucite est bien de produire la substance amylacée et de régler la croissanee des grains, comme on l'admet aujourd'hui. Car, il faut bien le reconnaître, aucun fait probant n'a été cité jusqu'ici à l'appui de ces vues hypothétiques. Ces fonctions existeraient-elles réellement qu'elles perdraient singulièrement de leur généralité en présence des nombreux cas de formation libre précédemment signalés. La théorie des leucites est, d'autre part, quelque peu en désaccord avec les faits. En effet, comme le remarque très justement M. Nægeli, si les fonctions des leucites sont bien celles qu'on veut leur attribuer, il devrait y avoir un rapport déterminé entre la structure des leucites et celle des grains d'amidon qu'ils produisent. Or il n'en est rien; des grains de forme déterminée se développent dans des leucites de formes très différentes, et, inversement, des leucites semblables donnent naissance à des grains d'amidon de structure très variée. De même, comment expliquer qu'un grain d'amidon allongé, comme ceux que présente le *Dieffenbachia Seguine*, soit en rapport avec le leucite par son côté le plus étroit, tandis que le côté opposé, où se trouve le hile, est deux ou trois fois plus large? Comment concilier ce fait et les analogues avec l'idée de la croissance par le leucite, car cette croissance devrait être maxima au point de contact du grain avec le leucite? Ne sait-on pas aussi que des grains d'amidon de réserve, nés dans des leucites, peuvent continuer leur croissance alors qu'il n'y a plus trace de ces prétendus nourriciers des grains d'amidon? Et puis, si le leucite placé latéralement détermine nécessairement la formation d'un grain d'amidon à hile excentrique situé vers l'extrémité libre du grain, comment se fait-il que des grains développés librement, sans leucites, ceux de la Pomme de terre, par exemple, puissent présenter aussi la structure excentrique?

M. Schimper dit qu'il n'a jamais observé avec certitude de

cas de développement de grains d'amidon directement dans le protoplasma. Par suite de sa tendance à une trop rapide généralisation, il n'hésite pas à dire que, dans les cas où l'on n'observe pas d'enveloppe albuminoïde au grain d'amidon, celui-ci n'en est pas moins inclus dans un leucite très délicat, que son manque de coloration empêche d'apercevoir. « Déjà dans l'œuf et le sac embryonnaire du *Linum austriacum*, on voit de très fins granules amylacés; il est très rationnel d'admettre qu'ils sont renfermés dans des plastides qui verdiront plus tard. » D'après ces indications, je suis tout disposé à croire que nous avons affaire là à une formation de grains d'amidon indépendante de leucites. L'auteur ajoute que, dans les cas douteux, s'il se produit un verdissement des grains d'amidon, on peut conclure à l'existence de plastides qui les enveloppent exactement et qui se reconstituent lors de la dissolution de l'amidon. Cette assertion, purement gratuite, n'a évidemment plus aucune valeur, puisqu'il sera démontré, dans le prochain chapitre, qu'un grain d'amidon, né directement dans le protoplasma, peut se métamorphoser en un grain de chlorophylle complet.

On voit qu'il faut être réservé sur le rôle des leucites, quand ils existent. Cette question appelle de nouvelles recherches, d'autant plus que dans un grand nombre de cas la formation des grains d'amidon est absolument indépendante de pareils corpuscules albuminoïdes.

5° Enfin une conclusion intéressante résulte de l'étude de la maturation des graines. Sous l'influence des phénomènes physiologiques qui s'accomplissent alors à l'intérieur des cellules, une partie de la substance des grains d'amidon (granulose) est digérée pour servir à achever l'élaboration des matières albuminoïdes de réserve; l'autre partie (amylose ou amylodextrine) subsiste sous la forme d'un squelette granuleux, de même taille que le grain d'amidon antérieur, et se colorant dans l'eau iodée en jaune ou en jaune rougeâtre. J'ai proposé d'appeler *amylites* ces sortes de squelettes de grains d'amidon, formés pendant la vie même de la plante. Nous aurons à les

signaler plusieurs fois dans la suite de ce travail ; ils entrent en effet dans la constitution d'une certaine catégorie de grains de chlorophylle. Qu'il nous suffise de rappeler ici qu'on pourrait les prendre pour des leucites si l'on se limitait à l'étude de la graine mûre, tandis que la connaissance du développement complet de l'embryon, à partir de l'œuf, montre qu'on a affaire à des restes de grains d'amidon.

Pendant la germination, les amylites ne sont pas digérés, comme les autres réserves ; ils sont le siège de la formation de nouveaux grains d'amidon, dits grains d'amidon transitoires de germination. Ceux-ci envahissent complètement les amylites, si bien qu'il n'en reste plus trace. Ces nouveaux grains d'amidon proviennent essentiellement des dédoublements que subissent les matières albuminoïdes de réserve de la graine : nous assistons en quelque sorte, dans les premières phases de la germination, à la régénération de la matière amylacée qui avait servi, lors de la maturation de la graine, à achever la formation des matières albuminoïdes de réserve. Les phénomènes dont les cellules sont le siège, d'une part pendant la maturation des réserves, d'autre part dans les premiers temps de leur mise en œuvre, sont inverses les uns des autres : dans la première phase, s'accomplissent des phénomènes de synthèse organique ; de l'amidon en particulier est combiné aux matières azotées dissoutes dans le suc cellulaire pour la production de substances albuminoïdes ; dans la deuxième phase, au contraire, nous assistons à des phénomènes de dédoublement de ces dernières, phénomènes auxquels l'absorption active d'oxygène pendant la germination n'est sans doute pas étrangère ; alors la matière amylacée, en particulier, est régénérée et se dépose sous la forme de grains d'amidon transitoires, si toutefois elle n'est pas trop rapidement consommée par la jeune plante en voie de croissance.

Ainsi chaque cellule de la tigelle ou de la radicule, pourvue de matières de réserve, régénère pendant la germination tout ou partie de l'amidon qu'elle possédait pendant son dévelop-

pement embryonnaire. Le fait peut se produire aussi pour des cotylédons (Lupin).

Mais il va sans dire qu'à ces grains d'amidon formés dans les cellules de l'axe de la plantule s'ajoute de l'amidon de provenance étrangère. En effet, pendant la germination des graines, l'amidon transitoire que renferment la tigelle et la radicule provient essentiellement de l'élaboration des réserves des cotylédons ou de l'albumen, suivant le type de graines que l'on considère, et accessoirement seulement de la mise en œuvre de leurs réserves propres. La destinée de l'amidon transitoire sera étudiée dans le prochain chapitre.

II

Évolution de l'amidon ou transformation des grains d'amidon en grains de chlorophylle.

Sous le titre d'évolution de l'amidon, nous entendons l'ensemble des phénomènes physiologiques dont les grains d'amidon sont le siège, pendant la végétation normale, depuis le moment de leur apparition jusqu'à leur complète disparition. Ces phénomènes consistent essentiellement en la formation de grains de chlorophylle aux dépens des grains ternaires, avec l'aide de matières azotées dissoutes de la cellule.

Ces grains de chlorophylle se produisent surtout par transformation des grains d'amidon que renferment les jeunes organes en voie de développement, la tige et la racine des plantules par exemple ; de sorte que la dénomination d'amidon transitoire est bien celle qui convient à ces grains, généralement de petite taille, qui se forment lorsque des organes pourvus de réserves reprennent un développement momentanément interrompu. Ils sont, en effet, transitoires, parce qu'ils sont destinés à entrer dans la composition de certains grains de chlorophylle, à la suite de quelques transformations

chimiques; leur métamorphose en grains verts est leur fonction normale.

Mais des grains d'amidon de réserve, par conséquent de plus grande taille, peuvent aussi présenter, soit normalement, soit artificiellement, une semblable métamorphose (Pomme de terre).

Enfin des feuilles normales, des carpelles (péricarpe des Papilionacées) nous ont offert le même sujet d'études.

Étudions donc successivement :

1° La transformation des grains d'amidon transitoires en grains de chlorophylle;

2° La même transformation des grains d'amidon de réserve;

3° La formation des grains de chlorophylle dans le péricarpe des Papilionacées;

4° Les phénomènes postérieurs à la formation de tous ces grains de chlorophylle;

5° Enfin les résultats relatifs au mode de développement des grains verts en général.

1° Transformation des grains d'amidon transitoires en grains de chlorophylle.

Reprenons nos jeunes plantules au point où nous les avons laissées dans le chapitre précédent; quelle que soit celle que l'on examine, les phénomènes présentent les mêmes caractères généraux. Les cellules renferment, on se le rappelle, outre le noyau, le protoplasme et le suc cellulaire, des grains d'amidon composés plus ou moins nombreux, suivant la nature des plantules (pl. V, fig. 11-14, 25).

Prenons, par exemple, une jeune plantule de Haricot (*Ph. multiflorus*).

Un premier fait à constater est que la jeune racine exposée à la lumière ne présente jamais de matière verte, bien qu'elle soit riche en grains d'amidon au début de la germination. Cela tient sans doute à ce que la croissance en longueur, qui est très rapide, détermine la prompte résorption de ces grains

transitoires, ainsi que de toutes les matières alimentaires qui lui viennent des cotylédons. Une fois la résorption achevée, la formation de grains de chlorophylle (au moins de ceux dont il est question dans ce chapitre), est impossible. Désormais la racine ne forme plus de nouvel amidon et reste incolore, bien qu'elle se développe à la lumière.

La jeune tige, au contraire, dès qu'elle commence à s'allonger, verdit; elle est d'abord d'un vert pâle, mais prend peu à peu une teinte foncée. Pendant les premiers temps de cette formation de chlorophylle, on peut voir, même à l'œil nu, par une simple section transversale de la tige, que le pigment vert est surtout abondant dans l'endoderme et les assises voisines de l'écorce ou du conjonctif du cylindre central ; l'intensité de la coloration verte diminue soit qu'on s'approche de l'épiderme, soit qu'on s'avance vers le centre de la moelle. Cela tient à ce fait que, dans l'endoderme et les assises voisines, se trouve la plus forte proportion d'amidon transitoire. Plus tard, la coloration devient partout plus intense, mais l'endoderme reste toujours bien distinct par sa teinte verte particulièrement foncée.

Recherchons maintenant les points de la cellule où se dépose le pigment vert. En étudiant les jeunes plantules de jour en jour, voici les phénomènes que l'on observe : la chlorophylle apparaît sur les grains d'amidon ; le protoplasma n'en présente pas trace. Les grains amylacés ont d'abord une coloration vert pâle qu'il est parfois difficile de distinguer au microscope, bien que la plantule entière ait une teinte verte très appréciable ; à ce moment le pigment vert ne forme pas de couche distincte autour du grain d'amidon composé. A mesure que la coloration verte de la tige s'accentue, on voit que les grains d'amidon se résorbent peu à peu (pl. V, fig. 15). Tout à l'heure, nous avions simplement un grain d'amidon composé vert, maintenant les granules amylacés élémentaires sont en partie dissous et, par suite, devenus très distincts les uns des autres ; tout autour d'eux se montre une zone verte très nette, d'abord homogène, mais bientôt granuleuse, qui s'étend éga-

lement entre les granules amylacés. De sorte que si l'on traite par la solution d'iode, on n'observe plus de grains bleuissant dans toute leur étendue, mais seulement un certain nombre de petits noyaux bleus qui sont les restes non encore modifiés du grain d'amidon primitif et tout autour desquels se trouve la matière verte où l'on n'observe aucune trace de bleuissement (pl. V, fig. 15, 17). Nous assistons donc à une résorption centripète des grains d'amidon, corrélative de la formation d'une masse verte périphérique qui est le commencement d'un grain de chlorophylle.

Quelques jours après, on trouve, de préférence dans l'écorce où la lumière arrive plus abondamment, des grains de chlorophylle complètement constitués, sans trace de matière amylacée à leur intérieur (pl. V, fig. 16) ; ils sont exactement englobés par le protoplasma, comme l'étaient avant le verdissement leurs grains d'amidon générateurs : les granules amylacés que nous signalions tout à l'heure ont alors eux-mêmes disparu.

A la place de chaque grain d'amidon se forme donc, au bout d'un temps variable, un grain de chlorophylle, généralement granuleux, de même taille que lui. Visiblement le protoplasma n'est pour rien, morphologiquement, dans la constitution du substratum de ce dernier. Les figures 16 (pl. V) montrent, groupés autour du noyau, des grains de chlorophylle provenant de la transformation de grains d'amidon dont on voit encore les traces dans la figure 15.

Tous les grains d'amidon de la jeune tige ne subissent pas cette métamorphose complète en grains de chlorophylle; très fréquemment il reste une partie plus ou moins considérable du grain d'amidon composé sous forme de granules, ayant perdu leur contact réciproque, emprisonnés dans la masse gélatineuse verte sphérique (pl. V, fig. 17). Cette structure rappelle alors à première vue les grains de chlorophylle qui présentent dans leur intérieur quelques granules amylacés provenant de l'assimilation du carbone par le pigment vert ; par exemple ceux des feuilles adultes. Dans ce dernier cas, les

grains de chlorophylle sont antérieurs, et les grains d'amidon postérieurs. Ici, au contraire, les rapports des deux éléments sont inverses ; l'étude du développement montre que l'amidon transitoire n'a rien à voir avec la fonction de synthèse des hydrates de carbone. Les granules bleuissants ne représentent, en effet, que les restes, non encore altérés, du grain d'amidon composé antérieur en voie de résorption. Il ne faut donc pas dire, si l'on veut être conforme aux faits, que, dans les plantules, on observe des grains de chlorophylle renfermant des granules amylacés, mais, au contraire, des grains d'amidon incomplètement transformés en grains verts, ou, si l'on veut, des grains de chlorophylle présentant encore des traces de leurs grains d'amidon générateurs. La première expression indiquerait que l'amidon est un produit de l'activité physiologique de la chlorophylle, ce qui est faux ; la deuxième contient implicitement l'idée inverse, à savoir que c'est le grain d'amidon qui forme le grain de chlorophylle et est la raison d'être de ce dernier.

Dans la moelle et les cellules profondes de l'écorce, surtout dans l'endoderme, les grains d'amidon transitoires restent presque inaltérés, et cependant la coloration verte est assez intense. Ainsi l'endoderme présente fréquemment des grains d'amidon simplement verdis, où; tout au moins, autour desquels la zone verte est peu épaisse. De telle sorte que, sur une tranche mince de la tige observée directement sous le microscope sans réactif iodé, il semble qu'on ait affaire à des grains de chlorophylle complets, tandis que l'eau iodée découvre un gros noyau amylacé avec une zone périphérique verte souvent très mince. Cette faible transformation des grains d'amidon tient surtout à ce que la lumière n'arrive pas en assez grande quantité dans les régions profondes de la tige.

Ainsi l'amidon subit, pendant la germination, une résorption qui a pour conséquence la formation d'un substratum granuleux coloré par la chlorophylle. Cette résorption peut présenter tous les intermédiaires depuis le grain d'amidon intact ou à peine verdi à la surface jusqu'au grain de chlorophylle qui ne

présente plus aucune trace de l'amidon générateur. Il n'y a donc qu'une différence quantitative entre un grain de chlorophylle sans amidon et un autre présentant encore un noyau plus ou moins développé de cette substance.

Nous avons observé la même transformation de grains d'amidon, nés librement, en grains de chlorophylle dans le tégument des ovules de Légumineuses (Haricot). Dans les assises externes du tégument, la transformation est complète; au contraire, à l'intérieur, les grains d'amidon n'ont subi qu'une résorption partielle, quelquefois presque nulle.

Quelle est maintenant la composition de ces grains de chlorophylle à origine amylacée?

Pour en faire l'analyse qualitative, supprimons l'un des agents qui interviennent dans la formation de ces grains verts, la lumière, et étudions la germination de la graine à l'obscurité. La marche générale des phénomènes qui s'accomplissent dans ces conditions sera indiquée dans un chapitre spécial. Disons seulement, pour la question qui nous intéresse actuellement, le fait principal qui se dégage de cette étude. Lors de la résorption de l'amidon de germination, ni la chlorophylle, ni la xanthophylle ne se forment dans la tigelle ou la radicule (sauf quelques cas rares). Mais les grains d'amidon ne sont pas purement et simplement digérés sans qu'il reste d'eux aucune trace visible: une partie de leur substance subsiste dans les cellules sous la forme de petites sphérules granuleuses, peu denses, souvent très pauvres de matière et présentant dans les réactifs iodés une coloration jaune, quelquefois rougeâtre. Ces sphérules ne sont pas autre chose que des squelettes de grains d'amidon, analogues à ceux auxquels nous avons appliqué précédemment la dénomination d'amylites. Elles ont le même mode de formation et des caractères en tout semblables à ceux que nous avons observés dans les embryons arrivés à complète maturité.

Lorsqu'une jeune plantule développée à l'obscurité ne présente plus trace d'amidon pur, bleuissant par l'iode, mais seulement des amylites, jaunissant par le même réactif (ce qui

arrive au bout de douze à vingt jours de germination, la croissance à l'obscurité étant très rapide) et qu'on l'expose ensuite à la lumière du jour, la matière verte ne se dépose plus sur ces amylites. Le verdissement se produit au contraire lorsque la plantule qui a germé pendant quelques jours à l'obscurité contient encore une partie de l'amidon de germination au moment où on lui rend la lumière.

Ces considérations sur la germination à l'obscurité nous éclairent sur la composition des grains de chlorophylle formés aux dépens des grains d'amidon dans les conditions normales de la végétation. Il en résulte, en effet, que *les grains de chlorophylle à origine amylacée se composent de deux parties : 1° d'un substratum ternaire qui est l'amylite, squelette du grain d'amidon antérieur; 2° du pigment vert qui imprègne cet amylite. Le pigment vert exige de la matière amylacée pour se former comme le substratum.* Il est le résultat d'actions synthétiques effectuées entre la partie digérée des grains d'amidon transitoires et les matières azotées dissoutes de la cellule. Le développement à l'obscurité vient de nous montrer que la matière amylacée est bien nécessaire à son élaboration. *Le protoplasma n'entre pour rien dans la composition de ces grains de chlorophylle :* d'autres exemples nous le prouveront encore avec la plus grande netteté.

Il existe donc, indépendamment des chloroleucites, c'est-à-dire des grains de chlorophylle à substratum albuminoïde, seuls reconnus jusqu'ici, une autre catégorie de grains verts, à origine amylacée. Il est important de bien distinguer ces deux formations de nature si différente. Nous désignerons donc sous le nom de *chloroamylites* les grains de chlorophylle provenant de la transformation de grains d'amidon, en réservant celui de *chloroleucites* aux corpuscules verts formés par différenciation du protoplasma et, par conséquent, de nature albuminoïde.

Des chloroamylites se forment dans toutes les jeunes plantules. Leur véritable composition a échappé jusqu'ici à l'attention des botanistes. Les auteurs qui se sont occupés de la

question, n'ayant pas suivi le développement depuis l'origine, ont toujours attribué au protoplasma de la cellule la part prépondérante et, pour ainsi dire unique, dans leur formation. C'est dans ces dernières années seulement que quelques observateurs, en particulier MM. Haberlandt, Mikosch, Stöhr (1) ont appelé l'attention sur l'importance de l'amidon dans la formation de certains grains de chlorophylle. M. Haberlandt, en 1877, a étudié le développement des chloroamylites dans les cotylédons du Haricot, du Lupin, en voie de germination : « Les grains composés d'amidon transitoire *s'entourent*, dit cet auteur, de *plasma vert* dont l'épaisseur augmente au fur et à mesure que les grains se résorbent pour donner finalement un grain de chlorophylle (Haricot). Ce grain peut ultérieurement assimiler le carbone; en effet, exposé à la lumière, il produit bientôt des granules amylacés dans son intérieur. L'année suivante, M. Mikosch a étendu ses recherches à un grand nombre de cotylédons et de feuilles normales. Il trouve que partout l'amidon transitoire se transforme en grains de chlorophylle d'après le processus indiqué par M. Haberlandt. Quelquefois même, c'est l'amidon de réserve qui est le siège de cette modification : dans les cotylédons de la Lentille, par exemple, un gros grain d'amidon donne un grain de chlorophylle granuleux, de même taille que lui; ce qui n'empêche pas les grains d'amidon transitoires de germination de se transformer aussi en grains verts. M. Stöhr arrive à des résultats analogues.

J'ai observé aussi le mode de transformation des grains d'amidon, soit transitoires, soit de réserve dans les cotylédons de plusieurs Légumineuses (Haricot, Lupin...). Je n'ai jamais trouvé que ce fût le protoplasma de la cellule qui constituât le squelette des grains de chlorophylle formés autour des grains d'amidon préexistants ; au contraire, toujours j'ai observé un développement analogue à celui des chloroamylites; la chose m'a paru particulièrement nette dans le Lupin.

(1) Voy. au chapitre de l'Historique l'indication des ouvrages dont il s'agit.

Tout à l'heure nous montrerons que les mêmes phénomènes se produisent dans le tubercule de la Pomme de terre, dans le péricarpe des Légumineuses, où il ne peut rester de doute sur leur véritable nature.

D'après la manière de voir des auteurs précités, le rôle du grain d'amidon, qu'ils n'indiquent pas, serait bien secondaire, dans la constitution même du grain de chlorophylle, puisque la matière amylacée n'entre pour rien dans le substratum de ce dernier, qui est protoplasmique. Tout au plus l'amidon pourrait-il servir à élaborer le pigment vert avec le concours de matières azotées. Il n'y aurait donc, selon nous, aucune différence entre les deux sortes de grains de chlorophylle : d'une part, le squelette serait, dans les deux cas, albuminoïde; d'autre part, personne n'a jamais démontré que, dans les cas des chloroleucites, où il n'y a aucune intervention visible d'amidon, un hydrate de carbone voisin ne soit pas aussi nécessaire à la constitution de la chlorophylle. Cependant M. Mikosch distingue nettement les *Amylumchlorophyllkörner* des *Plasmachlorophyllkörner*, c'est-à-dire les chloroamylites des chloroleucites; mais la structure des premiers a échappé à ce botaniste. Les chloroleucites, formés d'après le mode indiqué par M. Sachs, c'est-à-dire par différenciation du protoplasma, s'observent dans le tissu en palissade des cotylédons (*Lepidium*, *Linum*...); les chloroamylites existent dans le reste de l'organe. J'ai eu également occasion de constater cette double formation de grains de chlorophylle dans plusieurs plantules (Lupin, Haricot, Vesce, Pin...); ainsi, pendant les premières phases de la germination, les cotylédons de Lupin (*L. albus*) forment des chloroamylites aux dépens de l'amidon transitoire; puis seulement apparaissent des chloroleucites dans le protoplasma pariétal des cellules en palissade. Ces derniers se distinguent facilement par leur disposition régulière et leur coloration verte beaucoup plus intense. Les mêmes phénomènes se présentent dans la jeune tige de quelques plantules (Haricot).

On vient de voir que, d'après M. Mikosch, il n'y aurait

d'autre différence entre les deux sortes de grains de chlorophylle qu'il distingue que la préexistence, dans l'un des cas, d'un grain d'amidon simple ou composé. Cette différence, en réalité, n'en est pas une, puisque le grain d'amidon semble disparaître purement et simplement, selon cet auteur, et n'entrer pour rien dans la constitution du substratum du grain vert qui en prend la place.

Il semble, d'autre part, difficile d'admettre, de prime abord, que le protoplasma qui entoure un grain d'amidon puisse prendre peu à peu la place de ce dernier, au fur et à mesure qu'il est digéré, pour former un grain de chlorophylle. Comment se ferait-il, en effet, que les grains de chlorophylle soient toujours nettement limités par rapport au protoplasma incolore ambiant et qu'ils aient exactement la même taille, la même forme que les grains d'amidon préexistants? Ainsi, lorsqu'un gros grain d'amidon de réserve laisse place à un grain de chlorophylle (cotylédon de Lentille, tubercule de Pomme de terre), je ne comprends pas, si le protoplasma joue bien le rôle que lui prêtent M. Mikosch et quelques autres auteurs, pourquoi le grain de chlorophylle est régulièrement ovale ou arrondi comme le grain d'amidon, bien distinct du protoplasma et moins finement granuleux que lui.

En réalité, le protoplasma, ainsi que nous l'avons expliqué, n'entre en aucune manière dans la composition des chloroamylites. C'est le squelette du grain d'amidon, c'est-à-dire l'amylite, qui forme le squelette du grain de chlorophylle. Quant au pigment, il résulte de l'action combinée de matières azotées dissoutes et de la partie digérée du grain amylacé, sous l'influence de certaines radiations.

On comprend que la véritable nature des phénomènes qui se produisent lorsqu'un grain d'amidon disparaît peu à peu pour constituer un grain de chlorophylle ne pouvait être établie qu'après une étude attentive du développement du grain d'amidon, ce qui nous a reporté, nous l'avons vu, à la phase embryonnaire de la jeune plante. Nous aurions, en effet, été traité de téméraire si nous avions affirmé qu'un grain d'amidon

peut se métamorphoser en un chloroamylite, sans avoir établi nettement au préalable que l'amidon naît directement dans le protoplasma, sans leucites; car, d'après M. Schimper, qui veut des leucites partout où se forment des grains d'amidon, la dissolution (apparente) du grain d'amidon ne correspondrait à rien moins qu'à la régénération du leucite très délicat qui entourait exactement le grain d'amidon, mais dont l'existence était difficile ou impossible à mettre en évidence. Ce botaniste pouvait, par cette hypothèse très simple, réfuter la manière de voir de M. Mikosch sur l'intervention du protoplasma dans la formation des chloroamylites. Voici, en effet, comment il s'exprime à cet égard : « Des embryons qui n'ont encore qu'un petit nombre de cellules ont parfois déjà des chloroplastides, par exemple ceux du *Linum austriacum*. Ces derniers semblaient bien, dans cette plante, provenir de plasma vert qui aurait entouré de petits granules d'amidon; mais on peut considérer comme certain que les granules amylacés sont inclus chacun dans un leucite très délicat, difficilement visible à cause de la densité du contenu cellulaire. » Ni l'une ni l'autre de ces deux manières de voir ne sont l'expression de la vérité. M. Schimper nous aurait adressé cette même objection si l'étude complète du développement n'était venue nous éclairer sur la véritable nature des faits.

Les chloroamylites dont il a été question jusqu'ici sont dus à la métamorphose des grains d'amidon transitoires de l'axe de la jeune plantule, quelle que soit d'ailleurs cette dernière. Pendant les premiers temps du développement, ces grains de chorophylle existent seuls dans cette partie du corps de la plante; puis peuvent apparaître des chloroleucites. Nous reviendrons tout à l'heure sur ce point.

2° Transformation des grains d'amidon de réserve en grains de chlorophylle (chloroamylites).

Voyons maintenant si les grains d'amidon de réserve, généralement de grande taille, sont susceptibles de subir, comme

l'amidon transitoire, cette curieuse évolution qui a pour terme la constitution d'un grain vert. Choisissons pour cette étude le tubercule de la Pomme de terre, qui nous a offert précédemment un exemple si remarquable, si net, du développement libre de grains d'amidon de réserve.

Tout le monde sait qu'une Pomme de terre exposée à la lumière ne tarde pas à présenter une coloration verte, souvent très intense. Une observation superficielle de la structure interne montre l'existence de grains de chlorophylle, quelquefois de très grande taille, dans les zones cellulaires périphériques du tubercule. L'intensité de la coloration diminue peu à peu à mesure que l'on s'approche du centre de l'organe où se trouvent, comme l'on sait, de très gros grains d'amidon incolores. En coupant les parties superficielles de coloration foncée et en soumettant le reste de la Pomme de terre à l'action de la lumière, on peut déterminer un accroissement de l'intensité de la coloration verte dans les zones plus internes, devenues maintenant superficielles.

Plusieurs auteurs se sont occupés du mode de développement des grains de chlorophylle dans le tissu de réserve de la Pomme de terre.

M. Schimper (1) signale la présence de petits grains de chlorophylle dans les assises vertes les plus externes, complètement dépourvus d'amidon. Ils proviendraient du verdissement de grains plasmiques ou leucites observés déjà par M. Wiesner. Plus intérieurement, dit le même auteur, les grains chlorophylliens renferment de petits grains d'amidon, qui bientôt se dissolvent peu à peu pour laisser place à un grain de chlorophylle complet. Enfin, dans les assises encore plus internes, les leucites sont transformés en masses mucilagineuses vertes, sans contour net, entourant les gros grains d'amidon de réserve. M. Schimper ne dit rien sur les rapports des deux corps en présence, le grain vert et le grain d'amidon.

Si maintenant nous nous reportons aux dessins qui ter-

(1) Voy. *Bot. Zeit.*, 1880.

minent son travail, nous trouvons figurés, pour le développement de l'amidon de la Pomme de terre, de petits leucites sphériques sur lesquels naissent un ou deux granules amylacés qui prennent bientôt la structure excentrique que l'on connaît. Si bien que lorsque les grains d'amidon sont arrivés à peu près à la moitié de leur taille définitive, ils présentent, toujours d'après ces mêmes figures, sur le côté opposé au hile, une petite masse hémisphérique qui serait le leucite; ce leucite occupe à peine le tiers ou le quart de la largeur du grain d'amidon de ce côté. On voit que, chez les grains déjà notablement développés, le leucite se trouve n'occuper qu'une surface très petite par rapport à la surface totale du grain d'amidon; c'est dire que, presque sur toute son étendue, le grain amylacé est entouré de protoplasma.

Je me demande dès lors quel rapport il peut y avoir entre ces petits leucites unilatéraux et les gros grains de chlorophylle ovales, signalés précédemment, qui entourent complètement les grains d'amidon de réserve. Comment peut-on voir dans ces derniers la régénération des premiers, après la dissolution plus ou moins complète des grains d'amidon? Ou bien y aurait-il deux sortes de leucites? Mais alors ils ne proviendraient sans doute pas les uns des autres par voie de division, comme le pense l'auteur en question.

Je n'ai jamais observé de faits pareils à ceux relatés par M. Schimper, sur l'origine première des grains d'amidon de la Pomme de terre. J'ai montré précédemment qu'il ne pouvait rester aucune espèce de doute sur l'absence de leucites, corpuscules qui seraient actifs dans le phénomène de la production de l'amidon. D'autre part, la transformation de ces grains d'amidon de réserve, quelle que soit leur taille, en grains de chlorophylle, c'est-à-dire en chloroamylites, est un fait non moins établi par les observations que nous allons rapidement exposer.

C'est dans les assises cellulaires superficielles que les phénomènes sont les plus nets. Les grains d'amidon, d'abord incolores, présentent bientôt une teinte verte; plus tard, ils

s'entourent d'une zone chlorophyllienne d'épaisseur régulièrement croissante, en même temps qu'ils se résorbent partiellement, comme il a été dit plus haut, d'une quantité égale à celle de la masse verte formée à la périphérie (pl. VIII, fig. 142, 138). Quelques jours après, à la place des grains d'amidon, on trouve des grains de chlorophylle, nettement granuleux, ne renfermant plus dans leur axe longitudinal qu'une très fine baguette amylacée bleuissant dans l'eau iodée et occupant souvent toute la longueur du grain vert (pl. VIII, fig. 143). Finalement, le grain de chlorophylle perd toute trace d'amidon normal : il est alors devenu un chloroamylite complet, occupant exactement la même place que le grain d'amidon qui lui a donné naissance et ayant le même volume, la même forme que lui. La dissolution se fait, comme pour tous les chloroamylites, par le mode égal : jamais le grain d'amidon n'est irrégulièrement corrodé. Les figures 138, 142, 143 de la planche VIII montrent les transformations successives dont les grains d'amidon de réserve sont le siège lors du verdissement de la Pomme de terre. Une même cellule présente souvent toutes les phases du phénomène. On peut remarquer que de très gros grain d'amidon les subissent entièrement (pl. VIII, fig. 144), de sorte qu'il n'est pas rare de rencontrer dans une cellule, à côté de grains de chlorophylle de taille ordinaire, d'autres grains très développés, de la taille du noyau. Ils sont toujours nettement granuleux et, par suite, leur surface est un peu irrégulièrement arrondie ou ovale (pl. VIII, fig. 144).

L'intensité de la coloration verte, avons-nous dit, diminue de la surface du tubercule au centre ; cette décroissance correspond à une transformation de moins en moins complète des grains d'amidon en chloroamylites. C'est ainsi qu'on passe progressivement des chloroamylites complets des assises superficielles à des grains verts renfermant encore une partie de leur grain d'amidon générateur, et enfin, vers le centre, à de gros grains d'amidon à peine verdis et sans enveloppe chlorophyllienne appréciable (pl. VIII, fig. 141). Mais, comme nous

l'avons déjà dit à propos des plantules, il n'y a qu'une différence quantitative entre un chloroamylite complètement privé d'amidon et un grain d'amidon simplement verdi. D'ailleurs, la zone verte de ce dernier peut se développer si l'on facilite l'action de la lumière sur le grain d'amidon, en enlevant les assises superficielles, de coloration très foncée.

L'observation montre que le protoplasma de la cellule, pas plus ici que pour l'amidon transitoire, n'entre nullement dans la constitution du substratum de ces grains de chlorophylle : ce sont bien des chloroamylites, à squelette ternaire d'amylodextrine, représentant un reste du grain d'amidon de réserve. Le protoplasma est ici, sinon hyalin, au moins très finement granuleux ; au contraire, le substratum des chloroamylites se compose de granulations beaucoup plus développées.

La Pomme de terre qui verdit est donc le siège d'une formation très remarquable de chloroamylites. Mais cela ne veut pas dire qu'il ne puisse pas se former aussi des chloroleucites ; c'est même ce qui semble résulter de quelques indications de M. Wiesner. D'après cet auteur, les assises périphériques du tubercule renferment de véritables xantholeucites, albuminoïdes, qui, lorsqu'ils sont exposés à la lumière, donnent des chloroleucites, en particulier les chloroleucites sans amidon que M. Schimper signale dans les mêmes assises externes.

Indépendamment de la formation des chloroamylites, j'ai observé parfois un fait qui a quelque rapport avec celui que je viens de citer. On voit, çà et là, dans le tissu chlorophyllien, le protoplasma qui entoure un grain d'amidon verdir sur une certaine étendue, généralement contre le côté du grain qui est exposé à l'action des radiations (pl. VIII, fig. 139, 140). Au contact de ce plasma vert, le grain subit une faible résorption qui est quelquefois accusée par sa forme concave en cette région. Il y a là, pour ainsi dire, formation d'une sorte de chloroleucite diffus, indistinct, non différencié en un grain vert ovale ou arrondi ; tout porte à croire que c'est l'amidon résorbé qui sert, ici comme dans les chloroamylites, à élaborer le pigment vert, ce pigment imprégnant une portion plus ou moins

grande du protoplasma voisin. De pareilles masses vertes plasmiques, diversement en rapport avec des grains d'amidon, sont représentées dans la planche VIII, fig. 139, 140. La résorption des grains d'amidon est toujours très incomplète; elle se limite à une très faible partie de leur épaisseur et du côté de la masse verte seulement.

Il résulte des observations décrites dans ce chapitre que *les grains d'amidon de réserve, formés sans leucites, peuvent se transformer en chloroamylites, comme les grains d'amidon transitoires*. Je n'ai jamais vu, après la résorption complète des grains d'amidon, se former de nouveaux grains amylacés dans les chloroamylites; il n'apparaît pas davantage de grains d'amidon transitoires dans le protoplasma, à aucun moment de la germination. Il semble que les matières albuminoïdes de réserve soient en trop petite quantité pour pouvoir donner lieu à une production tant soit peu sensible de matière amylogène; on peut admettre que celle qui est effectivement produite, si toutefois elle existe, est utilisée, comme la substance des grains d'amidon de réserve, pour la constitution du pigment vert des chloroamylites.

3° Formation des grains de chlorophylle (chloroamylites) dans le péricarpe des Légumineuses.

Nous avons dit, dans nos études sur l'origine de l'amidon, que le péricarpe des Légumineuses papilionacées est le siège, dès son très jeune âge, d'un dépôt de fins granules amylacés, apparaissant librement dans le protoplasma vert de la cellule. Ces granules prennent rapidement un très grand développement, mais sont liés dès le début à la formation des grains de chlorophylle. Les modifications que subissent les grains d'amidon jusqu'à la mort du péricarpe ne sont pas sans importance pour la compréhension des rapports qui existent entre les grains de chlorophylle et les grains d'amidon, et méritent d'être citées dans ce travail.

Prenons, par exemple, le Haricot (*Phaseolus vulgaris*) et

étudions progressivement le pistil, depuis le moment où il apparaît dans la fleur jusqu'au terme de son existence.

Dès que les granules amylacés ont commencé à se déposer dans le protoplasma (pl. VI, fig. 57, 58, 65), leur transformation en chloroamylites a lieu. D'abord, ils sont simplement verts, comme le protoplasma ambiant; puis ils présentent une zone verte distincte qui s'épaissit peu à peu aux dépens des grains d'amidon. Ceux-ci grandissent néanmoins, à cause de l'afflux très abondant de matière amylogène venue des feuilles de la plante (pl. VI, fig. 59). La zone chlorophyllienne qui entoure les grains d'amidon a une épaisseur régulièrement décroissante depuis l'épiderme externe jusqu'à l'épiderme interne du péricarpe : ainsi, dans les assises cellulaires profondes, les grains d'amidon ont simplement une teinte verte. Cela tient à l'intensité décroissante des radiations avec la profondeur des cellules considérées.

Lorsque le jeune fruit a atteint une longueur de 3 à 5 centimètres, on n'y observe plus aucune trace d'amidon. Les cellules sont pourvues maintenant de nombreux grains de chlorophylle, très nets, finement granuleux et provenant de la transformation, maintenant connue, des grains d'amidon antérieurement existants. Ces grains verts sont donc des chloroamylites (pl. VI, fig. 62, 66). L'étude directe du péricarpe à cette phase du développement ne permettrait de soupçonner en aucune manière leur origine amylacée. Seuls, les stomates présentent encore des grains d'amidon inaltérés.

La substance amylogène afflue toujours très abondamment des feuilles de la plante dans le péricarpe, d'autant plus qu'à ce moment l'embryon n'est pas encore visible à l'œil nu dans les ovules, et que, par conséquent, la formation d'amidon de réserve n'a pas encore commencé en lui. Aussi, des granules amylacés, dont le nombre varie de dix à vingt, ne tardent-ils pas à se déposer dans chaque chloroamylite; ils envahissent rapidement tous les grains de chlorophylle et prennent alors l'aspect de grains d'amidon composés (pl. VI, fig. 63, 67). A un moment donné, il ne reste pour ainsi dire plus rien de

visible de la substance des chloroamylites. J'ai remarqué, parfois, que chaque granule vert élémentaire des chloroamylites est le siège d'un dépôt de matière amylacée, de sorte qu'à l'aide de la solution iodée on distingue nettement autant de points bleus qu'il y avait de granulations dans chaque chloroamylite (pl. VI, fig. 63).

Les grains d'amidon composés grandissent rapidement; leurs granules élémentaires restent généralement bien distincts les uns des autres. La plupart d'entre eux ne présentent plus qu'une mince enveloppe verte (pl. VI, fig. 68) ; aussi la teinte verte du péricarpe commence-t-elle à perdre de son intensité.

Dans des fruits qui approchent de leur taille définitive, les chloroamylites ont disparu complètement, surtout dans les assises internes du péricarpe; à leur place se trouvent maintenant de gros grains d'amidon simples ou composés (pl. VI, fig. 69, 70). Lorsque ces grains sont complètement développés, ils atteignent parfois la taille des grains d'amidon de réserve des cotylédons mûrs; ils sont extrêmement abondants, et un grand nombre de cellules s'en trouvent complètement remplies. Il suffit de tremper une tranche mince du péricarpe dans la dissolution d'eau iodée pendant un instant, pour observer une coloration bleu foncé très intense. Dans les diaphragmes du légume, où les cellules sont plus grandes que partout ailleurs, les grains d'amidon restent relativement petits et sont très étroitement groupés autour du noyau (pl. VI, fig. 64). La formation d'amidon dans le péricarpe des Légumineuses n'est donc pas sans importance.

Lorsque la croissance du péricarpe est terminée, l'organe perd visiblement sa chlorophylle : il prend d'abord une teinte jaunâtre, puis devient complètement blanc et commence dès lors à se dessécher. Mais que devient pendant ce temps cette notable quantité d'amidon accumulée dans les cellules? Il est naturel de penser qu'elle ne restera pas dans le péricarpe, qui est destiné à disparaître prochainement, et, par conséquent, qu'elle ne sera pas définitivement perdue pour la plante.

C'est, en effet, ce qui a lieu. L'amidon, maintenant incolore, subit une véritable migration du péricarpe vers les graines et va s'ajouter à celui déjà existant dans l'embryon : ainsi se trouve complétée la provision de matières alimentaires hydrocarbonées des graines.

A cet effet, les grains d'amidon du péricarpe subissent une digestion d'après le mode ordinaire, par dissolution égale ; mais elle se fait en deux temps : d'abord chaque grain d'amidon est résorbé partiellement, comme il a été dit dans les chapitres précédents, et ne laisse plus de sa substance qu'une sphérule granuleuse, peu dense, jaunissant par l'iode; cette sphérule n'est autre chose que le squelette du grain d'amidon normal, c'est-à-dire un amylite; puis, les amylites eux-mêmes disparaissent lentement en perdant leurs granulations constitutives. Pendant cette phase de destruction, ils revêtent parfois la forme d'un anneau qui simule une membrane et qui entoure les quelques granulations encore existantes des amylites. Cette fausse membrane n'existe jamais au début de la formation de l'amylite; elle doit être rapportée sans doute à une précipitation due à l'action réciproque du suc cellulaire et des granulations élémentaires de l'amylite (pl. VI, fig. 60). Quelquefois, les sphérules granuleuses, au lieu de se résorber sur place, dissocient leurs granulations, diffluent dans la cellule et disparaissent.

Ainsi, lorsque la vie a cessé dans le péricarpe, il ne reste plus trace de l'amidon qui remplissait ses cellules au début de son existence; tout au plus distingue-t-on encore, çà et là, quelques restes d'amylites, sous la forme de petites masses granuleuses ou floconneuses. Le noyau et le protoplasma des cellules se sont eux-mêmes désorganisés et ont disparu. Désormais le péricarpe est réduit à son squelette et à une petite quantité de liquide cellulaire, qui elle-même finira par disparaître.

Dans le Pois, la marche générale des phénomènes est la même; il n'y a à indiquer que des différences secondaires. Ainsi la transformation des grains d'amidon en grains de

chlorophylle n'est jamais complète dans tout le péricarpe, comme chez le Haricot (pl. VI, fig. 59, 60); dans le fruit de 3 à 5 centimètres de longueur, on trouvera des grains de chlorophylle complets dans les assises sous-épidermiques; mais, à côté d'eux, un grand nombre renfermeront encore une partie de leur grain d'amidon générateur. Dans les assises moyennes et internes du péricarpe les grains d'amidon sont simplement verdis et, par conséquent, à peine inaltérés. Plus tard l'amidon continue à se déposer, de sorte que, lorsque la gousse est à peu près mûre, ses cellules sont littéralement remplies de grains d'amidon, souvent de très grande taille, mais presque tous simples (pl. VI, fig. 61) : ne sont composés que ceux qui se sont déposés dans des chloroamylites sans amidon. La résorption ultérieure de l'amidon a lieu d'après le même processus que pour le Haricot ; à la maturité complète du fruit, il reste parfois des grains inaltérés du côté du placenta et aussi vers la nervure médiane du carpelle.

D'après l'ensemble des faits qui viennent d'être décrits sur le péricarpe des Légumineuses, il me semble que le phénomène essentiel dont cet organe est le siège consiste en un dépôt très abondant et ininterrompu de matière amylacée, depuis le commencement de son existence jusqu'à son état adulte. Cette matière amylacée est d'origine étrangère au péricarpe; elle vient des feuilles normales de la plante, où elle a été élaborée par assimilation du carbone, de même que celle qui se dépose en même temps dans l'embryon des graines. Mais ce dépôt d'amidon ne s'effectue pas sans provoquer d'autres phénomènes physiologiques, sous l'influence des radiations solaires. En effet, pendant la phase qui correspond à l'activité physiologique la plus intense du péricarpe, les grains d'amidon sont partiellement ou totalement transformés en chloroamylites. Une fois les grains de chlorophylle constitués, ils restent peu de temps sans amidon; la matière amylogène qui n'a cessé d'affluer pendant ce temps dans le péricarpe a été alors directement utilisée pour la régénération du pigment vert, détruit peu à peu par le fait des actions chimiques internes.

A ce moment, la formation chlorophyllienne a atteint sa valeur maxima; le péricarpe est vert foncé. Remarquons que c'est à ce moment que s'élaborent dans l'embryon de la jeune graine les premières réserves ternaires et albuminoïdes; les phénomènes très délicats qui s'y accomplissent et qui pourraient être altérés par une lumière trop vive, semblent assurés par cette sorte d'enveloppe verte, formée par le péricarpe, qui absorbe une partie des radiations incidentes.

Bientôt de nouvelle matière amylacée se dépose dans le péricarpe; elle se dépose naturellement sur les anciens grains d'amidon, qu'ils soient restés intacts ou à peine verdis, comme dans les assises cellulaires internes; qu'ils soient partiellement transformés en grains de chlorophylle, comme dans les assises moyennes; ou, enfin, qu'ils soient devenus des chloroamylites complets, comme dans les assises externes. Forcément la coloration diminuera désormais peu à peu, jusqu'à disparaître complètement, les grains d'amidon envahissant totalement les chloroamylites, que ces derniers soient complets ou partiels.

Enfin se produisent la résorption de cet amidon et son transport dans la graine en voie de maturation.

Il va sans dire qu'il ne saurait être question ici d'attribuer les grains d'amidon à l'assimilation du carbone, par la chlorophylle du péricarpe. Cette fonction, si toutefois elle se produit ici, n'aurait, en tout cas, qu'un rôle absolument insignifiant dans la formation de la matière amylacée. L'amidon, comme il a été dit plus haut, est de provenance étrangère, et le dépôt des grains d'amidon a lieu aussi bien lorsque le péricarpe se développe à l'obscurité que lorsqu'il végète dans les conditions normales.

Si quelque conclusion intéressante peut ressortir de ces études, c'est qu'*en réalité le grain de chlorophylle* (*chloroamylite*), *loin de former des grains d'amidon par assimilation du carbone, est formé par un grain d'amidon, né lui-même librement dans le protoplasma*. Nous verrons, d'ailleurs, que, lorsque le noyau amylacé générateur disparaît du chloro-

amylite, celui-ci est bien près de perdre son pigment et de se détruire. *L'existence même du chloroamylite est donc liée à celle du grain d'amidon.*

Si la chlorophylle avait, dans le péricarpe, le pouvoir spécial d'opérer la synthèse des hydrates de carbone, nous aurions dans cet organe un exemple assez étrange de corps (chloroamylites), formés par des grains d'amidon et donnant naissance ultérieurement, par leur pouvoir propre, à de nouveaux grains de cet hydrate de carbone. Nous venons de voir que les faits ne s'accordent pas avec cette manière de voir, et que tout semble indiquer pour la chlorophylle une fonction essentielle autre que l'assimilation du carbone.

4° Phénomènes postérieurs à la formation des chloroamylites.

A partir du moment où les chloroamylites sont définitivement constitués, les cellules qui les renferment sont le siège de quelques phénomènes que nous devons signaler ici, puisqu'ils se rapportent, soit aux grains de chlorophylle eux-mêmes, soit à l'amidon. Ces phénomènes sont les mêmes, qu'il s'agisse des chloroamylites des plantules, de ceux de la Pomme de terre (tubercule) ou de ceux des péricarpes, etc. Il y en a deux principaux :

1° La destruction des chloroamylites;

2° La formation de chloroleucites.

Destruction des chloroamylites. — 1° Considérons d'abord les jeunes plantules au moment où le développement des chloroamylites est achevé, par exemple les plantules de Lupin, de Haricot, de Pin pignon, de Ricin, de Marronnier,... lorsque leur tige a de 15 à 30 centimètres de longueur. En examinant les parties inférieures de la tige, on voit que leur coloration verte est beaucoup moins intense que celle des régions avoisinant le sommet; on n'y trouve plus aucune trace d'amidon, sinon quelques grains dans les cellules endodermiques. On peut se rendre compte, en examinant attentivement le contenu

des cellules, que les chloroamylites perdent peu à peu leur pigment vert, finissent par se décolorer complètement et sont dès lors réduits chacun à l'amylite, c'est-à-dire à la sphérule granuleuse ternaire dont il a été bien des fois question dans les chapitres précédents. Ces amylites peuvent subsister encore longtemps dans les cellules : ainsi à la base de la tige d'une plantule de Marronnier de près de 50 centimètres de longueur, nous en avons observé de très grandes et de très nombreuses (pl. VI, fig. 35 *bis*) ; de même, dans toutes les plantules que nous avons examinées. La plupart du temps, elles deviennent irrégulières, perdent à la longue leurs granulations constitutives, soit que ces granulations se dissolvent sur place, soit qu'elles diffluent dans la cellule pour être ensuite digérées ; alors il faut une très grande attention pour les distinguer et, seule, l'étude du développement permet de se rendre compte de la nature ternaire de ces sphérules granuleuses en voie de digestion (pl. V, fig. 29 ; pl. VI, fig. 31). Finalement, il n'en reste plus trace dans les cellules.

Au moment où ces sphérules incolores, encore granuleuses, commencent à se résorber, il apparaît souvent tout autour d'elles, ou seulement sur un côté, une fausse membrane, de formation actuelle, due à une précipitation de substance ; elle a, d'ailleurs, le même sort que les granules sur lesquels elle s'est déposée. Quelquefois, on trouve pendant longtemps, épars dans les cellules incolores ou à peine verdâtres, des fragments de ces membranes en forme d'arc de cercle. La figure 35 *bis*, planche VI, montre la disposition des sphérules granuleuses en voie de digestion dans une plantule de Ricin ; quelques-unes présentent une membrane nette.

Nous avons observé cette destruction plus ou moins complète des chloroamylites dans toutes les plantes que nous avons étudiées ; elle commence dans les parties âgées de la tige et progresse peu à peu vers les parties plus récentes. Les figures 54, planche VI, représentent la suite de ces transformations dans le Haricot (*Phaseolus multiflorus et vulgaris*).

Dans les jeunes plantules de Ricin, les grains d'amidon

transitoires sont, comme l'on sait, très abondants. Ils ne donnent jamais que des chloroamylites d'un vert pâle, de telle sorte que la décoloration de ces derniers se fait très rapidement. Dans la partie inférieure d'une tige de 20 à 30 centimètres, les amylites granuleux sont très facilement observables; on peut suivre leur destruction progressive. Dans la région moyenne de la tige, on trouve des chloroamylites vert pâle, et, enfin, vers le sommet des grains d'un vert un peu plus foncé. Les plantules de Marronnier, de Pin pignon et de toutes les Papilionacées fournissent aussi, à cet égard, d'excellents sujets d'étude.

Souvent les chloroamylites, lorsqu'ils ont encore une teinte verte très foncée, diffluent les uns dans les autres, et, comme ils sont souvent fort nombreux dans les cellules (Haricot, Pin pignon), ils forment par leur fusionnement une sorte de masse gélatineuse verte, granuleuse, remplissant parfois toute la cellule (pl. VI, fig. 49); on distingue alors difficilement les contours des divers grains de chlorophylle constitutifs. La décoloration et la destruction ultérieure se font ensuite comme il a été dit précédemment. Les figures 31, 38, planche VI, représentent des chloroamylites confluents, pris dans la tige ou les cotylédons du Pin pignon : le phénomène y est très net. La figure 29, planche V, les montre dans le Pois chiche.

En même temps que se produisent les phénomènes dont il vient d'être question, les cellules de la tige ou des cotylédons peuvent être le siège d'une nouvelle formation d'amidon, d'ailleurs peu importante. Je l'ai nettement observée dans le Ricin et surtout dans le Pin pignon (pl. VI, fig. 37, 38, 56). Si je la signale ici, c'est simplement pour ajouter quelques exemples de plus à la formation libre d'amidon. Ces grains d'amidon de néo-formation naissent, en effet, directement dans le protoplasma, sous la forme de baguettes allongées, simples ou multiples. Si, à ce moment, il reste encore des traces des chloroamylites, ce qui est le cas pour le Pin pignon, quelques-unes de ces baguettes peuvent apparaître dans les amylites en voie de destruction (pl. VI, fig. 55). Ces

grains d'amidon, souvent d'une ténuité extraordinaire, subissent de très bonne heure une transformation plus ou moins complète en un nouveau chloroamylite : on voit nettement se former autour des grains amylacés en voie de résorption une zone verte. Mais c'est là un phénomène de peu d'importance, au point de vue physiologique; il ne se traduit même pas par une augmentation sensible de la teinte verdâtre de la tige, considérée extérieurement.

La figure 37, planche VI, montre l'amidon de néo-formation dans la tige d'une plantule de Pin, de 25 centimètres de longueur totale, et la figure 38, *id.*, dans les cotylédons. Dans ce dernier cas, les chloroamylites, encore verts, plus ou moins fusionnés, et qui, précédemment, étaient sans amidon, présentent maintenant chacun une baguette amylacée dans leur intérieur.

2° La destruction des chloroamylites peut avoir lieu, non seulement lorsque ces grains verts proviennent des grains d'amidon transitoires, mais encore lorsqu'ils sont dus à la métamorphose de grains d'amidon de réserve (Pomme de terre).

On peut voir dans une même cellule d'une assise périphérique des chloroamylites incomplètement formés, c'est-à-dire ayant encore un noyau plus ou moins développé d'amidon, des chloroamylites complets, d'un vert foncé, et, enfin, des amylites de plus en plus pauvres en substance, en voie de destruction (pl. VIII, fig. 143).

3° Enfin les mêmes phénomènes ont lieu, avec non moins de netteté, dans les péricarpes, particulièrement dans les assises cellulaires voisines de l'épiderme externe qui, seules, renferment des chloroamylites complètement constitués. Il n'est pas rare de trouver, à côté de grains de chlorophylle normaux, de petites masses granuleuses, incolores, irrégulières, de même taille que ces derniers ou bien de tout petits flocons provenant de leur dissociation. Tous ces squelettes jaunissent par l'iode; mais il faut bien se garder de les considérer comme des leucites : ils représentent, ainsi que nous le montre l'étude

du développement, le dernier état de grains d'amidon hydratés qui, pendant leur évolution, ont été le siège de curieuses transformations physiologiques ayant pour but la constitution de grains de chlorophylle.

Pour résumer les faits qui viennent d'être exposés, nous dirons que *les chloroamylites sont généralement des formations éphémères comme les grains d'amidon dont ils procèdent.* Rarement ils subsistent pendant toute la vie de la plante, au moins dans la tige des plantules. Leur vitalité est intimement unie à l'existence de matière amylacée ou peut-être aussi d'un hydrate de carbone voisin, dissous dans le suc cellulaire. En effet, dès que l'amidon générateur de ces grains de chlorophylle a disparu, leur phase de destruction commence : les chloroamylites perdent d'abord leur pigment vert, puis les amylites subissent une résorption partielle ou totale; la durée des chloroamylites est prolongée, si les cellules renferment un hydrate de carbone dissous (feuilles). Ainsi, la chlorophylle, détruite à chaque instant par le fait des oxydations internes, se trouve régénérée au fur et à mesure par les actions synthétiques qui se produisent entre la matière amylacée, d'une part, et, d'autre part, les matières azotées dissoutes de la cellule. Dès lors, si l'amidon vient à manquer et si, à ce moment, la cellule ne renferme pas d'hydrate de carbone dissous, la formation de la chlorophylle se trouve arrêtée, et les chloroamylites passent peu à peu à l'état d'amylites.

Si les chloroamylites ont bien la faculté d'opérer la synthèse des hydrates de carbone, pourquoi meurent-ils dès que leur amidon générateur disparaît, et juste au moment où la jeune tige et les premières feuilles de la plantule sont en pleine croissance et exigent par conséquent des hydrates de carbone? La raison d'être d'un chloroamylite est un grain d'amidon; sa fonction serait donc d'en produire à son tour? La fonction essentielle de ces organites verts semble en vérité toute différente de celle qu'on leur attribue généralement; car, pourquoi, par exemple, la destruction du pigment vert se produirait-elle progressivement, depuis le jeune âge de la plantule où la colo-

ration verte est très intense, jusqu'à l'âge adulte où elle est atténuée, quelquefois même nulle? Dans le jeune âge, la plantule, qui est riche en chlorophylle, n'a pas à former son aliment : il est tout constitué dans les réserves des cotylédons ou de l'albumen. Au contraire, lorsqu'elle est adulte, la plantule a épuisé les réserves de la graine ; on comprendrait qu'à ce moment elle eût plus de chlorophylle que dans le très jeune âge pour pouvoir assimiler le carbone nécessaire à sa croissance. Or c'est précisément le contraire qui se produit. Il semble qu'il y ait là des raisons qui militent contre la fonction d'assimilation du carbone par la chlorophylle et qui exigent peut-être des études nouvelles, notamment une analyse plus rigoureuse des phénomènes dont les tissus chlorophylliens sont le siège. Que nous ont, en effet, enseigné jusqu'ici nos études : partout la formation de grains de chlorophylle par des grains d'amidon, et non la formation de grains d'amidon par des grains de chlorophylle (chloroamylites).

Formation de chloroleucites. — Nous avons vu précédemment que, pendant les premiers temps de la germination des graines, les grains de chlorophylle sont exclusivement d'origine amylacée : ce sont des chloroamylites. Mais il ne faudrait pas croire qu'un substratum autre qu'un amylite ne pût aussi, ultérieurement, s'imprégner de pigment vert. A partir d'un certain âge, lorsque la chlorophylle des chloroamylites perd de son intensité, se constituent, en effet, dans les cellules de véritables chloroleucites, c'est-à-dire des grains de chlorophylle dont le substratum albuminoïde résulte de la différenciation du protoplasma, et dont le pigment vert se forme sans l'intervention visible d'amidon. Il résulte de là qu'une même cellule peut à un moment donné de son existence présenter à la fois deux sortes de grains de chlorophylle, des chloroamylites et des chloroleucites.

Indiquons brièvement ici quelques exemples de formation de chloroleucites dans la tige des plantules en voie de développement.

Prenons, par exemple, un jeune plant de Haricot (*Phaseolus multiflorus*) d'environ 30 centimètres de longueur. La tige a une franche coloration verte. Dans les cellules des premières assises sous-épidermiques qui sont d'un vert foncé et qui renferment, comme l'on sait, des chloroamylites sphériques, granuleux (pl. VI, fig. 47, 50), on peut voir nettement le protoplasma pariétal se différencier sur toute son étendue ou sur quelques points seulement en chloroleucites, ovales ou fusiformes, compacts et environ moitié plus petits que les chloroamylites (pl. VI, fig. 47, 50). Ils ne présentent pas trace d'amidon, contrairement à ces derniers; leur teinte verte est d'ailleurs beaucoup plus accentuée que celle des chloroamylites, de telle sorte qu'il n'y a pas de confusion possible entre ces deux sortes de grains verts. Certaines cellules ne renferment qu'une des deux formes; la plupart du temps les deux sont réunies côte à côte. Les chloroleucites ainsi constitués dans quelques assises sous-épidermiques font que cette partie de la tige est d'un vert beaucoup plus foncé que les parties plus profondes.

Dans la moelle, j'ai observé aussi la formation de chloroleucites : c'est alors plus fréquemment autour du noyau qu'ils apparaissent, souvent en très grand nombre et le recouvrant plus ou moins complètement. La figure 52, planche VI, montre une pareille formation dans une cellule médullaire.

Dans les plantules de Pin pignon, le phénomène n'est pas moins apparent. C'est toujours la zone externe de l'écorce qui est le lieu principal d'élection de ces nouveaux grains de chlorophylle. On peut voir, dans le protoplasma pariétal des cellules, uniformément coloré en vert, se découper des segments ovales, compacts, qui prennent bientôt une coloration verte plus foncée que le reste du plasma : ce sont les chloroleucites (pl. VI, fig. 32-35). Il est également facile de les distinguer des chloroamylites très nettement granuleux, qui à ce moment, sont fort abondants et généralement privés de leur amidon générateur : ces derniers sont de gros grains sphéri-

ques qui parfois commencent déjà à perdre leur chlorophylle (pl. VI, fig. 30-31).

En signalant encore les plantules de Lupin où l'on peut observer les deux sortes de grains de chlorophylle (pl. VI, fig. 39-42), nous aurons indiqué cette double formation dans les plantules des trois types principaux de graines, quant à la composition des réserves.

Dans les cotylédons de Lupin (*L. albus*) et du Pin pignon, les phénomènes se produisent absolument comme dans la tige; toutefois, dans le Lupin, ce sont les cellules en palissade seules qui forment des chloroleucites; partout ailleurs ce sont des chloroamylites.

En présence de ces faits, et si l'on se rappelle que les embryons en voie de formation (Haricot, Lupin, Ricin, Pin,...) ne présentent pas d'autres corps figurés que des grains d'amidon, d'ailleurs nés directement dans le protoplasma, est-il possible de contester plus longtemps, pour certains cas, la formation actuelle de chloroleucites par différenciation du protoplasma, soit dans la tige et, par conséquent, dans les feuilles qui en dérivent, soit dans les cotylédons? Vouloir soutenir qu'ils proviennent toujours de la plante mère, par division de chloroleucites semblables, comme le fait M. Schimper, et avec lui quelques autres auteurs, c'est se mettre en contradiction avec des faits dont la réalité ne saurait laisser le moindre doute. Et, si des chloroleucites nous passons aux chloroamylites dont nous avons fait connaître la véritable structure, ne trouvons-nous pas une preuve éclatante de la constitution actuelle de grains de chlorophylle, peut-être beaucoup plus répandus qu'on ne croit, et qui n'ont de liens avec les corps préexistants qu'avec des grains d'amidon, leurs véritables générateurs, nés eux-mêmes directement dans le protoplasme?

Nous avons signalé un embryon, le seul de ce genre parmi tous ceux que nous ayons étudiés, qui présente, dès son plus jeune âge, des chloroleucites très nets, sans trace d'amidon : c'est l'embryon du Pois. Or, à aucun moment du développement, ni les ovules, ni le péricarpe, dont les oosphères pro-

cèdent, ne renferment de chloroleucites, mais simplement des chloroamylites incomplètement constitués, c'est-à-dire présentant encore des traces non altérées de leurs grains d'amidon formateurs.

Nous concluons de ces faits que *les chloroleucites de l'embryon dont il est question ne peuvent provenir que de la différenciation du protoplasma de l'œuf et n'ont aucun rapport avec la plante mère.* Une fois formés, ils sont, comme l'on sait, le siège d'un dépôt très abondant d'amidon de réserve, surtout dans les cotylédons, et nous avons dit que, les grains d'amidon envahissant peu à peu ces grains de chlorophylle, ils finissent par disparaître ou à être réduits à des traces insignifiantes, traces qui seront d'ailleurs digérées pendant la germination de la graine. *La graine mûre ne renferme donc aucune espèce de leucites.*

Il résulte de là que les chloroleucites qui apparaissent dans la tige et les feuilles de la plantule, pendant la germination, n'ont et ne peuvent avoir de relations avec les leucites du jeune embryon, puisque ces leucites n'existent plus lorsque ce dernier est arrivé à complète maturité. *Ils sont de formation actuelle et, n'ayant aucun lien avec les leucites de l'œuf, à plus forte raison ne peuvent-ils en avoir avec ceux de la plante mère.* Les recherches ultérieures mettront certainement en lumière d'autres cas, peut-être nombreux, où les choses se passent de la même manière.

Il est donc bien acquis qu'un grand nombre de chloroleucites et tous les chloroamylites sans exception (pris autrefois pour des chloroleucites) se forment actuellement, sans lien aucun avec les formations analogues antérieurement existantes; les premiers, par différenciation du protoplasma des cellules; les seconds, par métamorphose de grains d'amidon. Nous rejetons donc le caractère absolu du principe de la formation des grains de chlorophylle par division de grains analogues préexistants, en d'autres termes du principe de l'éternité des leucites que l'on a cherché à introduire dans la science, à la suite de généralisations un peu trop hâtives.

5° Conclusions relatives à la formation des grains de chlorophylle.

Si maintenant nous jetons un coup d'œil d'ensemble sur les recherches exposées dans les quatre chapitres précédents, il nous sera facile d'en indiquer les résultats principaux.

1° En premier lieu les grains d'amidon nés isolément, sans le secours de leucites, peuvent subir une véritable évolution qui a pour but la formation de grains de chlorophylle. A cet effet, le grain amylacé est partiellement digéré dans toute sa masse : la partie digérée (granulose), en se combinant avec les matières azotées dissoutes de la cellule, donne naissance à la chlorophylle; la partie restante (squelette d'amylodextrine) ne bleuit plus, mais jaunit par l'iode; cette dernière représente pour M. Meyer un produit d'hydratation de la matière amylacée d'ailleurs unique des grains d'amidon. D'après M. Nægeli, ce squelette serait de l'amylocellulose; au contraire, M. A. Meyer, dans des recherches toutes récentes, le considère comme formé d'amylodextrine : nous l'appelons amylite. Le grain de chlorophylle formé aux dépens d'un grain d'amidon est, par suite, un chloroamylite.

De pareilles formations se trouvent dans toutes les jeunes plantules, de telle sorte que le caractère transitoire des grains d'amidon de germination est déterminé par la production même des chloroamylites, chaque grain d'amidon représentant en quelque sorte le blastème d'un futur chloroamylite. Elles existent encore, pendant la végétation normale, dans le péricarpe des fruits (Papilionacées).

Dans les organes renfermant de l'amidon de réserve et qui d'ordinaire se développent à l'abri de la lumière, on peut en provoquer la formation par la simple exposition de ces organes aux radiations solaires (Pomme de terre). Normalement l'amidon de réserve peut aussi former des chloroamylites dans certains cotylédons (Lentille, Vesce, Pois chiche...) pendant la germination des graines.

Dans tous ces cas, la métamorphose des grains d'amidon

peut être totale ou partielle, suivant la nature de la plante, et, dans une plante donnée, suivant l'intensité des radiations et le degré de température.

Le protoplasma de la cellule n'entre pour rien dans la constitution du substratum de ces grains de chlorophylle : ce substratum est ternaire. Les chloroamylites ne se divisent que rarement et seulement lorsqu'ils ne renferment plus trace de leur amidon générateur, de sorte que, dans la plupart des cas, leur nombre est constant et déterminé par le nombre des grains d'amidon formés primitivement dans la cellule.

2° Une fois les chloroamylites complètement constitués, je n'ai jamais remarqué dans la tige des plantules de formation nouvelle d'amidon dans leur intérieur ; mais parfois une petite quantité d'amidon de néo-formation se dépose librement dans les cellules (Pin, Ricin). Il ne semble pas que ces grains verts aient le pouvoir d'assimiler le carbone.

3° Les chloroamylites sont le plus souvent transitoires, comme les grains d'amidon dont ils dérivent. Tant qu'ils renferment des traces de ces derniers, ils sont très distincts, d'un vert foncé. Au bout de quelques semaines (tige), ils perdent leur pigment vert, se réduisent ainsi à l'état d'amylites qui, eux-mêmes, se résorbent lentement et plus ou moins complètement. L'abondance de la chlorophylle dans les parties jeunes, riches en matières nutritives et sa décroissance dans les parties plus âgées semblent indiquer pour ce pigment une autre fonction que la fonction d'assimilation du carbone. Ainsi, c'est lorsque les cotylédons amylacés (Haricot, Pois) commencent à se former dans les ovules et se remplissent, par conséquent, de matières nutritives venues de la plante mère, que la chlorophylle est la plus abondante ; la coloration verte diminue peu à peu à mesure que la graine approche de la maturité et disparaît parfois complètement. La fonction des chloroamylites semble liée à l'état jeune des organes dans lesquels ils apparaissent. Mais de quelle nature est cette fonction? Est-ce, comme le veut M. Pringsheim, une fonction de protection relativement aux tissus jeunes où s'accomplissent des phénomènes très déli-

cats, sur des substances facilement altérables par une radiation trop active? Il y a là un point à élucider. Car enfin pourquoi les chloroamylites, s'ils contribuent à la formation des principes immédiats par leur pouvoir propre, sont-ils plus abondants dans les tissus actuellement riches en réserves, tandis qu'ils disparaissent plus ou moins complètement lorsque ces réserves sont épuisées? C'est dans ce dernier cas que le pigment vert devrait être plus abondant pour subvenir à la croissance de la plante. Tout ce que l'on peut dire aujourd'hui, c'est que l'existence des chloroamylites est intimement liée à celle de grains d'amidon nés librement dans le protoplasma. En un mot, c'est le grain d'amidon qui forme le chloroamylite; mais rien ne dit que ce dernier produise ensuite cet hydrate de carbone par son pouvoir propre.

4° Indépendamment des chloroamylites se constituent dans les cellules, à un moment donné du développement, des chloroleucites, provenant de la différenciation du protoplasma (tiges, cotylédons, feuilles), sans intervention visible d'amidon. Mais il est probable qu'un hydrate de carbone dissous, voisin de l'amidon, est utilisé ici de la même manière que chez les chloroamylites pour la constitution du pigment vert. Ces chloroleucites sont de formation actuelle ; ils ne proviennent en aucune manière de corpuscules semblables de la plante mère.

Une seule et même cellule peut renfermer à la fois les deux sortes de grains de chlorophylle.

5° La chlorophylle peut donc avoir dans les végétaux trois substratums différents, dont deux seulement sont localisés.

Dans le premier cas, la chlorophylle est diffuse; son substratum se compose de tous les éléments figurés de la cellule, à part le noyau.

C'est ainsi que, dans beaucoup d'embryons en voie de formation, tout le contenu cellulaire (amidon, aleurone, protoplasma) est uniformément coloré en vert; mais il n'y a pas de grains de chlorophylle (Haricot, Fusain...).

Dans le deuxième cas, le pigment chlorophyllien a pour

substratum des amylites, corpuscules issus de grains d'amidon et, par conséquent, ternaires, si tant est que les grains d'amidon soient eux-mêmes ternaires (tige et cotylédons des plantules, péricarpes...).

Enfin dans le troisième cas, la chlorophylle imprègne des leucites, corpuscules de nature albuminoïde (feuilles, cotylédons foliacés, tige...).

Une seule et même plante peut présenter, dans le cours de son développement, ces trois dispositions distinctes de la chlorophylle.

Dans ces trois cas, la chlorophylle a-t-elle exactement la même composition chimique ? D'après M. Gautier (1), les chlorophylles cristallisées extraites de plantes de diverses classes (Monocotylédones, Dicotylédones) ou même de plantes de diverses familles d'une même classe (Chénopodées, Malvacées) appartiennent au même type chimique et ne diffèrent entre elles que par le groupe CH^2 ou un multiple de CH^2 : elles constitueraient une série homologue.

Il est bon de faire remarquer ici que, dans une seule et même plante, le pigment vert peut avoir une composition différente suivant qu'il appartient à des chloroamylites ou à des chloroleucites. Dans ce dernier cas, en effet, on ne voit jamais, comme dans le premier, des grains d'amidon contribuer directement à sa formation. En admettant même, — ce qui n'est pas démontré, — qu'un hydrate de carbone dissous soit utilisé pour la constitution de la chlorophylle des chloroleucites, cet hydrate de carbone peut être à un état d'hydration différent de celui provenant de l'amidon, lorsque ce dernier est utilisé pour la formation de la chlorophylle des chloroamylites. Une même cellule pourrait donc présenter deux sortes de chlorophylles.

(1) Voy. *Hommage à Chevreul* (lib. Alcan).

III

De la germination de tissus ou de membres séparés du reste de la plante.

C'est à M. Van Tieghem (1) que l'on doit les premières recherches suivies sur les phénomènes externes dont les embryons ou parties d'embryons isolés sont le siège pendant leur germination. La tigelle, la radicule ou les cotylédons, séparés du reste de l'embryon, sont susceptibles de vivre d'une vie propre, parfaitement indépendante, par le seul fait que ces organes vivants renferment, au moment de leur séparation, des matières nutritives de réserve. Celles-ci établissent entre deux cellules voisines la plus grande indépendance. Pendant la germination d'une tigelle, par exemple, ces matières sont peu à peu digérées et mises en œuvre; elles déterminent la croissance de l'organe et provoquent la production de chlorophylle. On peut s'assurer par l'étude de la structure interne que les cellules sont le siège d'une formation plus ou moins complète de chloroamylites. Une fois les réserves épuisées, la tigelle ne tarde pas à se détruire faute d'aliment; même si la chlorophylle parvenait à élaborer une quantité suffisante d'hydrates de carbone, aucune synthèse de matières albuminoïdes ne saurait avoir lieu, puisque l'azote n'a aucun accès dans l'organe considéré.

Les embryons entiers, séparés de l'albumen des graines qui en possèdent, peuvent à plus forte raison grandir et donner de petites plantules; mais celles-ci sont naturellement beaucoup moins vigoureuses que celles qui se développent en utilisant les réserves emmagasinées dans l'albumen.

1° *Phénomènes internes produits pendant la germination des*

(1) Van Tieghem, *Recherches physiologiques sur la germination* (*Ann. des sc. nat.*, 1873).

embryons isolés de l'albumen. — La première tentative de germination d'embryon isolé de l'albumen a été faite, avec succès, par A. Gris sur l'embryon du Balisier. Ce dernier, lorsqu'il est arrivé complètement à maturité, est dépourvu d'amidon. Or, non seulement cet embryon grandit pendant sa germination, mais toutes ses parties deviennent le siège d'une notable formation de grains d'amidon transitoires. Partant de là, A. Gris avait attribué aux transformations des réserves préalablement déposées dans les embryons l'amidon qui se produit en eux pendant la germination normale des graines à albumen amylacé (Graminées); selon lui, le produit de digestion de l'amidon de réserve traverse simplement le scutelle de la plantule pour se rendre dans la tige et la racine, où il est peu à peu utilisé; de sorte que, chez les Graminées, la formation d'amidon dans le scutelle, pendant la germination, serait totalement indépendante de l'albumen. M. Sachs veut, au contraire, que ce soit l'amidon de réserve de l'albumen qui, une fois digéré, se dépose de nouveau en partie dans le cotylédon pendant le passage des produits de digestion des réserves au travers de cet organe (Maïs). D'après ce botaniste, l'amidon passerait dans le scutelle sous forme de sucre, et ce sucre, par déshydratation, y reconstituerait des grains d'amidon.

J'ai eu l'occasion d'étudier aussi cette question, et il résulte de mes observations que les deux manières de voir contradictoires des deux auteurs précités, relativement à l'origine de l'amidon du scutelle, se trouvent réalisées, mais dans une mesure différente.

Les graines de Maïs de divers lots que j'ai eus à ma disposition au Muséum avaient toutes des embryons riches en grains d'amidon, aussi bien dans l'axe que dans le cotylédon. Dans ce cas, il est difficile de se prononcer nettement sur les changements qui surviennent dans les cellules en ce qui concerne la formation d'amidon, que l'on fasse d'ailleurs germer la graine entière ou seulement l'embryon.

Nous nous sommes adressé aux graines de Blé dont les

embryons ne renferment généralement pas trace d'amidon, lorsqu'ils sont arrivés à complète maturité.

Isolons donc avec beaucoup de soin des embryons de Blé, de façon qu'il ne reste aucune trace d'albumen adhérente à la surface du cotylédon, et mettons-les en germination sur de la mousse humide ou mieux sur du papier buvard. Au bout de trois ou quatre jours, l'axe présente des traces très nettes d'amidon; ce sont de fort petits granules simples, mais très nombreux, noyés dans la masse albuminoïde alors très abondante des cellules; quelques jours après ces granules présentent une taille très nettement appréciable, verdissent à peine, puis se résorbent. Dans le cotylédon nous avons aussi observé à plusieurs reprises l'apparition de fins granules amylacés; mais, dans cet organe, cette formation est de bien moindre importance que dans l'axe de l'embryon. La substance amylacée soluble du scutelle, une fois formée par le dédoublement des matières albuminoïdes, semble être utilisée par l'axe, au fur et à mesure qu'elle se produit, pour les besoins de la croissance, et, comme il s'en produit très peu, il n'est pas étonnant qu'on observe à peine quelques granulations d'amidon dans le cotylédon.

Lorsqu'on fait germer séparément l'axe de l'embryon et le cotylédon, l'axe présente un peu moins d'amidon transitoire que lorsqu'il est en rapport avec le scutelle, car il est alors privé de la part de réserves qui, tout à l'heure, lui venait du cotylédon. Ce fait montre, indépendamment de l'observation directe, que le cotylédon forme normalement de la matière amylacée. Quant au scutelle, pendant sa germination isolée, il ne présente jamais que des traces d'amidon transitoire; çà et là seulement certaines cellules s'en montrent plus nettement pourvues.

Si l'on se rappelle que la fonction essentielle du cotylédon des Graminées est de produire les diastases nécessaires à la digestion des réserves de l'albumen, en particulier des grains d'amidon, on pourrait peut-être rapporter à la présence d'une notable quantité d'amylase, dans le cotylédon isolé, la diffi-

culté qu'éprouve l'amidon de germination à s'y déposer, les grains d'amidon étant digérés par cette diastase au fur et à mesure qu'ils apparaissent. Au contraire, pendant la germination de la graine entière, l'amylase est exosmosée du cotylédon dans l'albumen pour digérer l'amidon de réserve, et l'on comprend que, l'albumen aidant, le cotylédon soit le siège d'un dépôt très appréciable d'amidon transitoire. On ne peut guère invoquer d'autre raison, puisque toutes les graines ou parties de graines qui renferment au moins parmi leurs réserves des matières albuminoïdes (et c'est le cas pour le scutelle), sont le siège pendant leur germination d'une formation d'amidon transitoire. Ainsi l'embryon des Graminées isolé de l'albumen est apte à produire de l'amidon transitoire de germination, aussi bien dans le cotylédon que dans la tigelle et la radicule.

Que se passe-t-il maintenant pendant la germination de la graine entière du Blé? Le scutelle, comme l'axe, est le siège d'une abondante formation d'amidon, qui n'est nullement comparable à la petite quantité de cette substance que nous signalions tout à l'heure. Il n'est donc pas possible de nier l'action de l'albumen sur cette formation. Comment le cotylédon, avec la petite quantité de matières de réserve qu'il renferme, pourrait-il produire tout seul la quantité parfois assez considérable d'amidon qui apparaît pendant les premières phases de la germination? Si cette opinion est erronée, l'opinion inverse, qui consiste à considérer l'albumen comme exclusivement actif dans ce phénomène (Sachs), a également un caractère trop absolu.

En effet, dans le cotylédon des Graminées en particulier, dans l'embryon tout entier, l'amidon transitoire de germination a une double origine : la partie principale provient des réserves de l'albumen; l'autre, minime, est due à la mise en œuvre des réserves propres du cotylédon ou de l'embryon tout entier.

Des embryons de graines albuminées oléagineuses (Ricin, Pin, etc.) germant isolément, des axes ou des cotylédons de

graines sans albumen (Haricot, Lupin...) sont aussi le siège d'une formation d'amidon dans toutes leurs parties, pendant les premières phases de la germination.

2° *Phénomènes internes produits pendant la germination de cotylédons isolés.* — S'il s'agit d'un cotylédon tuberculeux (Haricot, Lupin, etc.), la germination isolée peut se continuer pendant plusieurs semaines, étant donnée la grande quantité de matières nutritives que cet organe contient en réserve.

Prenons, par exemple, des cotylédons de Lupin (*L. albus*). Ils ne tardent pas à grandir et à former de la chlorophylle, absolument comme s'ils faisaient partie de l'embryon; ils peuvent même régénérer, comme l'on sait, une plantule entière.

A l'intérieur se passent des phénomènes analogues à ceux de la germination normale. L'aleurone est d'abord digérée; elle est transformée peu à peu en une masse finement granuleuse qui bientôt disparaît elle-même plus ou moins complètement. Parmi les produits de digestion se trouve l'asparagine, qui est, d'une abondance extraordinaire, et d'autres substances azotées, notamment de la tyroleucine ou une substance voisine, qui cristallise en sphérocristaux aiguillés fort élégants lorsqu'on laisse séjourner des coupes fraîches assez épaisses dans la glycérine pure; en outre, d'après M. Pfeffer, un peu de leucine et des traces de tyrosine (1). De toutes ces amides, c'est l'asparagine qui représente la plus forte proportion de l'azote des réserves albuminoïdes. Mais en même temps que ces amides prennent naissance lors du dédoublement des albuminoïdes se forme aussi de la matière amylogène qui se dépose sous la forme de grains d'amidon, parfois dans des amylites, parfois librement dans la masse albuminoïde de la cellule. Ces substances, notamment l'asparagine et l'amidon, se produisent même plus abondamment dans le cas actuel que pendant la germination normale de la graine : les cotylédons isolés conservent, en effet, pour eux toutes les réserves qui s'y

(1) Pfeffer, *Pflanzenphysiologie.*

étaient préalablement accumulées, au lieu d'en céder la majeure partie à la tigelle et à la radicule pour leur premier développement.

Les grains d'amidon, simples ou composés, commencent, déjà quelques jours après leur formation, à se transformer en chloroamylites. On pourrait répéter ici exactement ce que nous avons dit dans les chapitres précédents au sujet de cette catégorie de grains de chlorophylle. Fréquemment une partie de l'amidon générateur se maintient au centre de la zone verte périphérique du chloroamylite, ce qui s'explique par l'abondance de la matière amylacée dissoute, produite au fur et à mesure que de nouvelles matières albuminoïdes sont dédoublées. Ce n'est que lorsque ces dernières sont épuisées, lorsque l'intensité des phénomènes internes diminue, que l'amidon transitoire achève sa résorption, tandis que les chloroamylites commencent à perdre leur pigment vert, passent à l'état d'amylites granuleux, qui eux-mêmes finissent par se dissocier et se détruire. Mais, pendant que se formaient des chloroamylites dans toute l'étendue du cotylédon, des chloroleucites prenaient naissance dans le protoplasme pariétal des cellules en palissade, exactement comme dans les jeunes tiges de la même plante, Le cotylédon, ainsi pourvu de deux sortes de grains de chlorophylle, végète pendant plusieurs semaines; sa surface va jusqu'à doubler. Puis, la quantité de matières albuminoïdes diminuant peu à peu par suite des phénomènes de nutrition et de croissance, les phénomènes vitaux perdent de leur intensité et finissent par être annulés; en effet, aucune synthèse ultérieure de matières albuminoïdes ne peut plus s'effectuer, puisque les matières azotées du sol ne pénètrent pas dans l'organe et que des hydrates de carbone seuls peuvent s'y produire par assimilation du carbone. Alors les cellules ne renferment plus qu'un contenu finement granuleux, peu abondant, un suc cellulaire et des restes de grains de chlorophylle (pl. VI, fig. 31); tous ces résidus ne tardent pas à devenir la proie de nombreuses bactériacées. Dans les cotylédons du Haricot, du Pois, etc.. les choses se

passent de la même manière, sauf qu'il n'y a pas de formation de chloroleucites, mais seulement de chloroamylites aux dépens des grains d'amidon transitoires et même des grains de réserve.

3° *Phénomènes internes produits pendant la germination des albumens isolés.* — Non seulement les divers membres de l'embryon, mais les albumens isolés sont susceptibles de mener une vie indépendante, grâce aux réserves que contiennent leurs cellules. C'est à M. Van Tieghem que l'on doit la connaissance des phénomènes physiologiques dont ces tissus, l'albumen du Ricin en particulier, sont le siège pendant leur germination libre.

Mais il s'en faut que tous les albumens possèdent, comme celui du Ricin, la propriété de germer isolément; les albumens charnus, c'est-à-dire ceux dont la réserve se compose essentiellement d'aleurone et d'huile, ont seuls ce pouvoir. Ainsi l'albumen du Pin pignon, dont la réserve est analogue à celle du Ricin, germe absolument comme lui, et se prête tout aussi facilement aux recherches par sa grande taille. Au contraire, les albumens amylacés (Belle-de-nuit, Graminées, etc.), les albumens cornés (Dattier, *Aucuba japonica*, etc.), restent inaltérés lorsqu'ils sont séparés de l'embryon et placés dans les conditions normales de la germination. Tandis que les albumens charnus digèrent eux-mêmes leurs réserves pendant la germination de la graine entière, ce sont les cotylédons qui se chargent de ce travail dans les graines à albumen amylacé ou corné, en produisant eux-mêmes les diastases nécessaires à la digestion de l'albumen : dans le premier cas, l'albumen est actif; il est vivant; dans le deuxième, il est passif et n'a aucune vitalité propre.

On pourrait peut-être rechercher dans la structure des diverses sortes d'albumens la cause même de l'aptitude que présentent certains de ces tissus à germer isolément, tandis que d'autres sont incapables d'engendrer les diastases nécessaires à la digestion de leurs réserves. En effet, les diastases

se produisent, pendant la germination d'un tissu de réserve, par les dédoublements des matières albuminoïdes qu'il renferme ; de sorte que leur production est liée, directement à la présence de ces dernières substances et indirectement seulement aux réserves qu'elles digèrent. On comprend donc qu'un albumen, pauvre en matières albuminoïdes, mais riche en matières ternaires, soit hydrocarbonées, soit grasses, ne puisse engendrer qu'une quantité de diastases tellement faible que l'effet de ces dernières sur les réserves ternaires soit absolument insensible. Or cette structure se rencontre dans les albumens amylacés (Graminées) et cornés (Dattier), et c'est précisément chez les graines qui en sont pourvues que les cotylédons interviennent pour en opérer la digestion. Pourquoi, d'ailleurs, un cotylédon tuberculeux de Haricot, de Pois, par exemple, germerait-il isolément, tandis que l'albumen d'une Graminée reste inaltéré, sinon parce que le cotylédon renferme, à côté d'une réserve amylacée très abondante, une notable quantité de grains d'aleurone et que l'albumen en question manque presque complètement de cette dernière réserve. Car le reste de la structure interne des cellules est identique : dans les deux cas il y a un protoplasme et un noyau.

Ainsi donc la faculté germinative d'un albumen charnu isolé réside dans la grande quantité de matières albuminoïdes emmagasinées dans les cellules avec les matières oléagineuses ; cette même faculté ne peut donc être que très faible, sinon nulle, dans les albumens amylacés ou cornés qui ne consistent pour ainsi dire qu'en substances de réserve hydrocarbonées (amidon, cellulose), associées à une minime quantité d'albuminoïdes.

Pendant la germination de l'albumen du Ricin apparaît, comme l'on sait, un corps figuré nouveau, l'amidon transitoire, dont la proportion augmente rapidement au fur et à mesure que les réserves sont digérées, si bien que « l'albumen, purement oléagineux et aleurique au début, tend à se transformer en albumen amylacé ». Il arrive, en effet, un moment

où les grains d'amidon remplissent complètement les cellules.

Étudions le mode de naissance de cet amidon, soit dans le Ricin, soit dans le Pin pignon. Prenons le Pin. Dès le troisième jour de la germination, alors que les réserves sont à peine attaquées, apparaissent les premiers granules amylacés; on ne les observe généralement qu'à la périphérie des cellules; la densité du contenu empêche de distinguer nettement ceux qui naissent dans les parties profondes. Les grains d'amidon sont quelquefois simples, le plus souvent composés.

On voit nettement (pl. VII, fig. 87, 89, 90) que la plupart d'entre eux sont inclus dans une sorte de corpuscule granuleux, irrégulier, jaunissant par l'iode et qui existait déjà lorsque l'albumen était à l'état de vie ralentie. Ces corpuscules renferment chacun plusieurs granulations amylacées, bleuissant nettement dans la solution iodée; ils sont peu à peu envahis par ces derniers et correspondent bientôt chacun à un grain d'amidon composé. Quelle est la nature de ces corpuscules, souvent d'une extrême petitesse au début et qu'on ne peut guère distinguer que lorsqu'ils renferment quelques granules amylacés? Sont-ce des leucites, comme on serait tenté de le croire? En aucune manière. En effet, pendant les premiers temps de la période de formation, l'albumen du Ricin est le siège d'une formation d'amidon transitoire, fait qui n'a rien de surprenant, étant donné ce qui se passe dans l'axe de l'embryon au même moment. Je n'ai malheureusement pas eu à ma disposition de graines de Ricin en voie de maturation; mais il y a tout lieu de croire, par analogie avec les phénomènes dont l'embryon est le siège pendant son évolution, que ces grains d'amidon transitoires du jeune albumen, au moment où ils semblent disparaître (ce dont on juge simplement par l'absence de coloration bleue par l'iode) ne disparaissent en réalité pas complètement: il se produit là très probablement le phénomène dont nous avons parlé bien souvent dans ce travail, à savoir la digestion d'une partie des grains d'amidon et la persistance des squelettes restants, lesquels ne sont autres que des amylites. Or ceux-ci ont dans le réactif iodé à peu près la même teinte

que les grains d'aleurone. L'albumen mûr renfermait donc, outre ses réserves albuminoïdes et oléagineuses, un certain nombre d'amylites, et ce sont eux, comme nous l'avons vu par l'étude de l'axe des graines, qui sont le siège du dépôt ultérieur d'amidon transitoire, lorsque le développement, momentanément interrompu, reprend toute son activité.

C'est dire, en définitive, que les grains d'amidon de l'albumen en voie de germination se déposent dans des amylites, restes des grains d'amidon de la période de formation de ce tissu, et non dans des leucites, comme on pourrait le croire par une étude superficielle (Ricin, Pin).

On peut d'ailleurs le démontrer en usant de l'artifice suivant. On laisse germer la graine entière pendant quelque temps, dans les conditions normales; lorsque la plantule a une longueur d'environ 5 à 10 centimètres, une bonne partie des réserves a déjà été utilisée par elle. On détache ensuite l'albumen des cotylédons. A ce moment, ses cellules ne renferment presque plus de matières oléagineuses; l'aleurone se présente sous la forme d'une fine poussière provenant de la fragmentation des grains de l'albumen intact (Pin). Il est dès lors facile de suivre, dans cet albumen plus ou moins épuisé, la naissance de nouveaux corps figurés. Une fois séparé de l'embryon, il continue à germer; au bout de vingt-quatre heures, on remarque déjà les premières traces d'amidon. On s'explique facilement la rapidité de cette formation en songeant que la matière amylogène soluble que renferme alors l'albumen reste tout entière en lui, au lieu de passer, comme d'ordinaire, dans la jeune plantule et, par suite, se dépose très facilement. C'est même ce fait qui explique pourquoi, lors de la germination de la graine entière, l'albumen ne présente pas trace de cet hydrate de carbone, à condition toutefois que le développement de l'embryon soit assez rapide. J'ai remarqué, en effet, que lorsque la germination est languissante, lorsque la température est notablement inférieure à l'optimum pour la graine considérée, le départ de la matière amylogène de l'albumen vers l'embryon est incomplet, et une partie se dépose dans

l'albumen sous la forme de grains d'amidon (Pin pignon). C'est en quelque sorte un cas intermédiaire entre celui de la germination isolée de l'albumen, pendant laquelle ce tissu garde pour lui tous les produits de digestion, et celui de la germination normale de la graine entière où ces produits passent, au contraire, intégralement dans l'embryon.

Revenons à nos albumens qui, après avoir germé pendant quelque temps sur les cotylédons, poursuivent maintenant leur développement isolément. On peut se rendre compte très facilement de la naissance libre des grains ou baguettes amylacées dans la masse albuminoïde peu abondante des cellules. Des granules ou des baguettes d'une extrême ténuité apparaissent entre les granulations azotées, sans aucun rapport possible avec aucun corps figuré, quel qu'il soit, car les cellules ne renferment à ce moment rien autre chose que les très fines granulations albuminoïdes (pl. VII, fig. 91, 92, 95) dont il a été question précédemment.

Les grains d'amidon grandissent pendant un temps variable, suivant la quantité de réserves que renferme encore l'albumen.

Pourquoi cette différence dans l'origine des grains d'amidon? Pourquoi ces derniers ne se sont-ils pas déposés dans des amylites, comme tout à l'heure? Uniquement parce que les amylites que renfermait l'albumen intact subissent le sort de toutes les réserves pendant la germination : ils sont digérés en même temps que l'aleurone et l'huile. L'amidon formé ultérieurement ne peut donc que se déposer dans le protoplasma des cellules.

Ainsi donc il ne peut rester de doute dans notre esprit sur la naissance libre de l'amidon de germination dans les albumens charnus; durant leur existence ces tissus présentent, comme on vient de le voir, quelques particularités intéressantes qu'il nous a paru utile d'indiquer ici, parce qu'elles viennent à l'appui de certains résultats de notre travail.

Lorsque la formation d'amidon transitoire a atteint son développement maximum dans l'albumen en germination

(pl. VII, fig. 88, 93), on ne tarde pas à observer la dissolution progressive de cette substance. L'amidon est résorbé et utilisé par l'albumen pour sa nutrition, si bien que la solution iodée ne détermine bientôt plus aucun bleuissement. Mais, ici encore, la résorption est partielle; je veux dire qu'à la place de chaque grain d'amidon se trouve maintenant un amylite granuleux, que l'on distingue par son contour à peu près arrondi des granulations protéiques environnantes, encore assez abondantes dans la cellule. Ces amylites sont indiqués dans la figure 94, planche VII. Les choses en restent là : ni les amylites, ni les granulations albuminoïdes restantes ne sont détruits par le jeu des forces internes. Les phénomènes physiologiques sont alors déjà très réduits dans l'albumen, sinon complètement annulés. Quelques jours après, c'est-à-dire après trente ou quarante jours de germination, l'albumen est définitivement mort : les bactéries envahissent le résidu et y trouvent des conditions de milieu favorables à leur rapide développement.

L'albumen du Pin pignon présente ce fait remarquable qu'il constitue des chloroamylites d'un vert pâle aux dépens de l'amidon transitoire; mais nous n'avons jamais observé cette formation que pendant la germination à l'obscurité. Elle sera mentionnée dans le prochain chapitre, qui est consacré à l'indication de la marche générale des phénomènes pendant la germination des graines à l'obscurité.

CONCLUSIONS RELATIVES A LA GERMINATION INDÉPENDANTE DES DIVERS TISSUS OU MEMBRES DE LA GRAINE.

Les divers membres des embryons des graines sans albumen (Haricot), les embryons ou parties d'embryons séparés de l'albumen (Ricin, Belle-de-nuit), les albumens, sont susceptibles de germer, c'est-à-dire de mettre en œuvre leurs réserves, lorsqu'ils sont isolés du reste de la graine. Parmi les produits de digestion se trouve presque toujours de la matière amylogène qui donne lieu à une formation d'amidon transitoire.

La condition nécessaire de cette germination isolée et par suite de la formation d'amidon transitoire est la présence de matières albuminoïdes parmi les réserves de l'organe considéré. On peut dire que, plus elles sont abondantes, plus les grains d'amidon transitoires sont développés. Lorsque des matières oléagineuses sont associées aux albuminoïdes, la formation d'amidon est plus abondante que dans tous les autres cas (albumens charnus). Quand les matières albuminoïdes de réserve manquent ou tout au moins sont en très faible porportion et que l'amidon ou la cellulose forment la réserve essentielle, l'organe considéré n'a pas le pouvoir de germer isolément, parce que les diastases nécessaires à la digestion de la réserve ternaire ne peuvent être élaborées : ces diastases proviennent, en effet, du dédoublement des matières albuminoïdes, sous l'influence d'une oxydation active (albumens amylacés et cornés). Les grains d'amidon transitoires peuvent ici, comme dans les plantules entières, se métamorphoser en chloroamylites, d'autant mieux que l'organe est plus développé et renferme une plus grande quantité de réserves azotées (cotylédons de Lupin, etc.); excepté cependant dans les albumens. Dans ces tissus, l'amidon se résorbe partiellement, laisse des amylites sans jamais former de chlorophylle. Nous avons cependant observé une formation de chloroamylites dans l'albumen du Pin pignon germant à l'obscurité, et il serait très possible qu'en modifiant certaines conditions de milieu, elle se produisît également à la lumière; on ne comprendrait pas, en effet, pourquoi l'albumen se comporterait autrement que les autres parties de la plante en ce qui concerne les métamorphoses de l'amidon transitoire, toutes choses étant égales d'ailleurs.

Dans tout ce qui précède, la cellule est supposée pourvue d'un noyau, ce corps jouant sans aucun doute un rôle très important dans les phénomènes dont il s'agit.

Ainsi, toute cellule renfermant des réserves, parmi lesquelles figurent au moins des matières albuminoïdes, est susceptible de vivre d'une vie indépendante, dont la durée est proportionnelle

à la quantité de ces réserves. Pendant leur mise en œuvre se forment des grains d'amidon transitoires qui eux-mêmes peuvent se transformer en chloroamylites.

IV

De la germination des graines à l'obscurité.

Les phénomènes, dont il a été question jusqu'ici, se rapportent tous au développement de la plante à la lumière, c'est-à-dire à la végétation normale. Il n'est pas sans intérêt de jeter maintenant un coup d'œil sur le développement à l'obscurité, en particulier sur la germination des graines, afin d'établir les différences que présente l'être vivant dans ces conditions avec la plante normale, et de voir si certains résultats, précédemment indiqués, ne trouvent pas une confirmation dans cette nouvelle étude.

Indiquons brièvement la marche générale des phénomènes :

1° Faisons d'abord germer à l'obscurité des graines entières, les unes sans albumen (Haricot, Lupin, etc.), les autres avec albumen (Ricin, Pin, etc.). La digestion des réserves ne tarde pas à avoir lieu. La croissance, comme on sait, est beaucoup plus active à l'obscurité qu'à la lumière ; dans le Lupin, par exemple, la longueur de la tige peut varier du simple au double, suivant que la graine germe à la lumière ou à l'obscurité. Aussi les réserves sont-elles plus rapidement digérées dans ce dernier cas. Dès les premiers jours de la germination, l'axe présente de l'amidon transitoire, en quantité variable suivant la nature de la réserve. Très abondante, d'abord dans les graines aleuriques et oléagineuses (Pin), puis dans les graines aleuriques et amylacées (Haricot), ou simplement aleuriques (Lupin), cette formation a une beaucoup moindre importance dans les graines purement amylacées (Graminées). Les choses se passent, en un mot, comme pendant la germi-

nation à la lumière. Par conséquent, dans cette dernière, l'amidon transitoire de germination n'a aucun rapport avec l'assimilation actuelle du carbone par la chlorophylle, si tant est que cette assimilation se produise. Après une durée de germination variable de dix à quinze jours, suivant les conditions externes (Lupin, Ricin), les grains d'amidon composés commencent à subir une résorption dans les parties les plus âgées, c'est-à-dire d'abord à la base de la tige, puis progressivement de la base au sommet. Cette résorption s'effectue comme dans la germination à la lumière, à cette différence près qu'elle n'est pas accompagnée de la formation de pigment chlorophyllien; en d'autres termes, les grains d'amidon sont partiellement digérés et laissent chacun un amylite granuleux de même taille qu'eux. *La germination à l'obscurité nous montre donc que les amylites sont bien des squelettes de grains d'amidon.* La partie complètement digérée des grains d'amidon a un emploi ultérieur différent, suivant que la germination se fait à l'obscurité ou à la lumière : dans le premier cas, elle sert uniquement à la croissance; dans le deuxième, grâce aux radiations, elle est utilisée pour la formation du pigment vert.

Je n'ai jamais observé de formation bien nette de xanthophylle dans les jeunes tiges en voie de croissance, ce qui s'explique par ce fait que les substances aux dépens desquelles ce pigment se constitue sont très rapidement utilisées pour la croissance. C'est à peine si le haut de la tige des plantules (Haricot, Lupin) présente une faible teinte jaunâtre, qui disparaît d'ailleurs quelques jours après. La tige est donc généralement blanche pendant la germination à l'obscurité. Parmi les rares exceptions on peut citer les graines de Pin pignon : l'embryon complètement mûr est incolore, mais, pendant la germination à l'obscurité, des chloroamylites complets se constituent aux dépens des grains d'amidon de germination, absolument comme à la lumière. A peine sont-ils d'un vert un peu moins intense. Ces chloroamylites se produisent dans la tige, dans les nombreux cotylédons et même dans l'albumen.

Les amylites (pl. VI, fig. 31, 35 *bis*) subsistent quelquefois très longtemps dans les cellules; les uns sont entiers; d'autres se sont fragmentés en petits flocons granuleux disséminés çà et là dans le suc cellulaire. Tôt ou tard ils finissent par être complètement résorbés.

Lorsque toutes les réserves de la graine sont épuisées, le développement ne peut continuer à l'obscurité, faute d'aliment. La tige de la plantule, qui n'a développé aucune feuille, s'affaisse bientôt et se décompose. Si quelques jours auparavant, alors que la plantule semble encore vigoureuse, on l'expose à la lumière, elle ne forme pas de pigment vert, ne renfermant plus les substances nécessaires à son élaboration : à peine voit-on apparaître une légère teinte verdâtre sur la tige. Si, au contraire, on la place à la lumière lorsqu'elle renferme encore une bonne part des substances de réserve, lorsque l'amidon transitoire n'a pas encore été complètement résorbé, le verdissement se produit, et la jeune plante continue son évolution si ses racines plongent dans le sol.

S'il s'agit de graines sans albumen, par conséquent à cotylédons très développés, les cotylédons sont comme l'axe le siège d'une formation d'amidon transitoire, à condition qu'ils renferment une quantité suffisante de matières albuminoïdes (Haricot, Lupin). Dans les cotylédons de Lupins, par exemple, une fois l'amidon transitoire constitué, on peut observer les mêmes phénomènes que pendant la germination à la lumière, sauf que la chlorophylle est remplacée par la xanthophylle. Les grains d'amidon forment des *xanthoamylites*, ce qui montre que la matière amylacée est importante dans la production de la xanthophylle, comme de la chlorophylle. Les xanthoamylites sont eux-mêmes transitoires; ils perdent peu à peu leur pigment et finissent par disparaître plus ou moins complètement. Mais, tandis que des xanthoamylites se constituent aux dépens des grains d'amidon transitoires, des *xantholeucites* prennent naissance dans le protoplasma pariétal des cellules en palissade, par différenciation de ce protoplasma (pl. VI, fig. 41). Dans ce dernier cas, le pigment jaune se

constitue sans doute aussi aux dépens d'un hydrate de carbone, mais dissous dans le suc cellulaire et non pas à l'état d'amidon. Dans les cotylédons du Haricot, on peut observer aussi la formation de xanthoamylites, mais non de xantholeucites. Et cependant ces derniers se produisent dans certaines cellules corticales ou médullaires de la tige de la même plante; on les voit très nombreux, ovales ou en baguettes, groupés autour du noyau (pl. VI, fig. 48) et provenant de la différenciation du protoplasma.

La production de la xanthophylle dans les plantules germant à l'obscurité semble donc se localiser dans les parties riches en réserves nutritives, où les matières nécessaires à la formation de ce pigment sont abondantes, par exemple dans les cotylédons. Au contraire, dans la tige, l'amidon étant résorbé très rapidement pour subvenir à la croissance, la xanthophylle ne peut guère se produire, sinon pendant les premières phases de la germination, alors que l'amidon transitoire est abondant, ainsi que les matières albuminoïdes. Nous avons dit, en effet, qu'il y avait alors comme une tendance à la constitution de la xanthophylle.

2° Si maintenant, au lieu d'étudier la germination d'une graine entière, on ne considère qu'une partie de l'embryon isolée du reste, on observera les mêmes phénomènes que lorsque ces parties font corps avec l'embryon. C'est ainsi que des cotylédons de Lupin, de Haricot, etc., germent à l'obscurité et produisent, soit à la fois des xanthoamylites et des xantholeucites (Lupin), soit seulement des xanthoamylites (Haricot); puis ils perdent leur pigment et finissent par se décomposer lorsque les réserves sont à peu près complètement épuisées.

3° Enfin les albumens charnus isolés se remplissent d'amidon transitoire pendant leur germination, à l'obscurité comme à la lumière (pl. VII, fig. 88-93). Dans le Ricin, l'amidon se résorbe ensuite, comme il a été dit précédemment, en laissant de nombreux amylites qui forment à la fin de la germination, avec les granulations albuminoïdes de la cellule, un contenu encore assez abondant, sorte de résidu qui

n'est plus utilisé que par les bactéries. Pendant la germination de l'albumen du Ricin, certaines cellules produisent abondamment, comme l'on sait, un pigment rouge.

L'albumen du Pin pignon présente une modification intéressante, qui s'explique d'ailleurs facilement si l'on se rappelle les caractères de l'embryon de cette plante : les grains d'amidon transitoires subissent une transformation partielle en chloroamylites, dès les premiers moments de leur apparition dans les cellules. C'est surtout à la périphérie de l'albumen que l'on peut observer ces petits grains de chlorophylle renfermant encore, la plupart du temps, une partie de leur grain d'amidon générateur. La masse d'albumen entière, vue à l'œil nu, présente une teinte verte très nette; mais les chloroamylites considérés isolément sont d'un vert pâle. Par contre, il ne se forme pas ici, comme dans le Ricin, de cellules à pigment rouge.

L'étude de la germination des graines à l'obscurité nous a fourni quelques documents intéressants en ce sens qu'ils confirment certains résultats touchant la constitution des grains de chlorophylle à origine amylacée. A l'obscurité comme à la lumière les plantules sont le siège d'une formation identique d'amidon transitoire : dans les deux cas, elle est la conséquence de la mise en œuvre des matières de réserve, notamment des albuminoïdes, et non de l'assimilation actuelle du carbone (germination à la lumière). Dans la germination normale, non seulement ce n'est pas la chlorophylle qui forme l'amidon, mais c'est l'amidon qui forme la chlorophylle et son substratum.

A une certaine phase de la germination à l'obscurité, *les grains d'amidon transitoires, après leur résorption partielle, se transforment en amylites : il n'y a plus à douter maintenant que ce soient bien ces corps, et non le protoplasma, qui forment le substratum granuleux des chloroamylites.*

Lorsque les réserves sont abondantes, les grains d'amidon peuvent se transformer en xanthoamylites (cotylédons de Lupin...); parfois même se produisent des xantholeucites.

Tous ces grains jaunes verdissent lorsqu'on expose la plantule à la lumière, à condition que les matières de réserve, notamment les hydrates de carbone, soient encore assez abondantes.

Transformations des grains d'amidon de réserve pendant la putréfaction des graines. — Nous avons pu observer, pendant la putréfaction de quelques graines, des phénomènes qui ne sont pas sans rapports avec ceux que nous venons d'indiquer. Lorsqu'on abandonne dans l'eau des graines de Haricot, elles ne tardent pas à être envahies par les Bactéries et à entrer en putréfaction. Les modifications que présentent les cellules sont surtout intéressantes en ce qui concerne les grains d'amidon ; c'est M. Van Tieghem qui a appelé mon attention sur ces phénomènes (pl. VII, fig. 114-119).

Les cellules sont d'abord dissociées par gélification de la lamelle moyenne cellulosique ; la membrane, notablement gonflée, ne tarde pas à présenter dans le réactif iodé une coloration bleue très nette. A l'intérieur des cellules ce sont surtout les grains d'amidon qui sont attaqués. Une partie de leur substance est dissoute par une diastase et sert sans doute à la nutrition des Bactéries ; l'autre partie subsiste et présente dans l'iode, non plus une teinte bleue, mais rosée (pl. VII, fig. 114). En s'aidant de la solution iodée, on peut voir que tous les grains d'amidon des cellules perdent peu à peu leur matière bleuissante ; à un moment donné, par exemple, on ne voit plus qu'un petit noyau d'amidon pur et tout autour une zone rosée ; ou bien plusieurs noyaux d'amidon bleus dans une sorte de grain rosé très délicat, de même grandeur que le grain d'amidon primitif (pl. VII, fig. 114, 116, 117). Les grains d'aleurone sont aussi notablement attaqués.

Lorsque toute la matière bleuissante a disparu, il reste dans les cellules des grains complètement roses, très pauvres de substance, de même taille que les grains d'amidon antérieurement existants et entourés par les grains d'aleurone encore intacts (pl. VII, fig. 115). Chose curieuse, ils présentent

encore la structure des grains d'amidon ; on y remarque très bien les couches concentriques (pl. VII, fig. 118). Ces grains, rosés dans l'eau iodée, ne sont pas autre chose que des amylites ; ils ne tardent pas à se fragmenter (pl. VII, fig. 119), à devenir granuleux et à disparaître. Les cellules présentent alors des cavités ovales entourées des grains d'aleurone non décomposés. La partie digérée des grains d'amidon purs qui sert, pendant la germination des graines, à constituer de la chlorophylle, est ici utilisée par les Bactéries. Si les grains d'amidon ne se composent que d'une substance unique, comme le veut M. Meyer, pourquoi ne disparaissent-ils pas complètement là où se produit la digestion ?

V

Formation d'amidon dans les Champignons.

Si nous jetons un coup d'œil d'ensemble sur les résultats que nous ont fournis nos précédentes recherches sur l'amidon, particulièrement l'amidon transitoire, nous voyons que cette dernière formation présente comme caractère essentiel, d'une part de n'avoir aucun rapport avec l'assimilation actuelle du carbone (1) ; d'autre part, d'être simplement le résultat de la mise en œuvre de matières de réserve protéiques. D'ailleurs, que la plante, le membre ou le tissu considérés soient susceptibles ou non de produire de la chlorophylle, l'amidon transitoire présente toujours les mêmes caractères ; toujours son origine se rattache à la présence de matières albuminoïdes.

Puisqu'il est bien démontré que tout organe ou tissu pourvu de réserves engendre de la matière amylacée lors de la mise en œuvre de ces réserves, rien ne s'oppose à l'idée que cet hydrate de carbone puisse aussi se former dans des plantes

(1) Nous exceptons naturellement ici les grains d'amidon qui se produisent dans les grains de chlorophylle des feuilles, postérieurement à leur formation, et qui sont considérés comme le résultat de l'assimilation du carbone par la chlorophylle.

normalement dépourvues de chlorophylle, de réserves et en particulier d'amidon, mais qui produisent des réserves à un certain moment de leur existence. C'est le cas pour les Champignons. Nos prévisions ont été justifiées par l'observation, et l'on peut dire maintenant que *les Champignons, comme les autres plantes, ont la faculté de produire de l'amidon transitoire, lorsque les conditions préalables, touchant la nature des réserves nécessaires, sont satisfaites.*

Sous quelle forme prendrons-nous le Champignon pour provoquer en lui l'apparition d'amidon? Nous ne saurions nous adresser ni au mycélium, qui manque de matières de réserve, ni aux spores ou aux œufs dont la réserve est rapidement consommée pendant les premiers temps de la germination. Les sclérotes seuls nous offrent le Champignon sous la forme d'un tissu riche en matières nutritives de réserve, soit purement albuminoïdes, soit à la fois albuminoïdes et oléagineuses et se prêtant facilement par sa taille aux recherches qui nous occupent ici. Nous n'avons pu étudier jusqu'ici que deux sclérotes, celui du *Claviceps purpurea*, c'est-à-dire l'ergot de Seigle et celui du Coprin (*Coprinus stercorarius*). Ils correspondent, par la nature de leurs réserves, aux deux principaux types que l'on peut distinguer dans les Champignons; en effet, tandis que l'ergot de Seigle renferme à la fois des matières oléagineuses et albuminoïdes, le Coprin ne présente qu'une réserve figurée purement albuminoïde. Étudions-les successivement pendant leur germination.

1° *Ergot de Seigle.* — Lorsque ce sclérote est arrivé à complète maturité, on distingue dans ses cellules, outre le protoplasma pariétal et des gouttelettes oléagineuses, des corpuscules arrondis que l'on est tenté de prendre pour des grains de nature albuminoïde, des grains d'aleurone par exemple, avec l'aide des réactifs : ainsi l'eau iodée, le chloro-iodure de zinc les colorent nettement en jaune (pl. VII, fig. 77, à g.). Nous reviendrons tout à l'heure sur la nature de ces corps.

Faisons germer l'ergot et suivons la marche des transfor-

mations internes. Dès les cinq ou six premiers jours de germination, la matière grasse commence à être résorbée, et c'est à peine si quelques jours plus tard on en trouve encore çà et là quelques fines gouttelettes. Vers le dixième jour de germination commence la formation d'amidon transitoire, alors qu'aucune trace de périthèce n'est encore visible à la surface. Les grains d'amidon apparaissent d'abord dans la région moyenne des coupes transversales. Plus tard, après vingt-cinq ou trente jours de germination, les cellules centrales en sont pourvues comme les cellules périphériques, excepté cependant les cellules noirâtres superficielles. Au bout de ce temps la formation d'amidon est très apparente. Un grand nombre de cellules du pseudoparenchyme prennent dans la solution iodée une coloration bleu foncé, noirâtre, qui indique qu'elles sont plus ou moins remplies d'amidon. Dans la région moyenne surtout, certaines cellules en sont abondamment pourvues. Il ne s'agit donc pas, comme l'on voit, d'une quantité d'amidon à peine appréciable, mais d'une formation très nettement caractérisée (pl. VII, fig. 77-82).

Comment ces grains d'amidon prennent-ils naissance ? C'est ici qu'interviennent les petits corps sphériques (au moins certains d'entre eux), jaunissant par l'iode, quelquefois très nombreux, et dont il a été question précédemment. Ils sont tantôt très petits, difficiles à analyser ; tantôt nettement granuleux sous forme de grains sphériques ou ovales. C'est en eux que se déposent les granules amylacés donnant naissance à des grains d'amidon simples ou composés (pl. VII, fig. 82). Le corpuscule de la cellule est rapidement envahi par l'amidon ; mais il en reste le plus souvent des traces distinctes lorsque le dépôt de la matière amylacée est complètement effectué. Dans les coupes longitudinales du sclérote, on peut voir nettement les grains d'amidon disposés par files au centre de certains filaments mycéliens, tandis que des filaments voisins sont encore occupés par une suite de corpuscules jaunissant par l'iode et ayant tout à fait l'aspect de grains d'aleurone (pl. VII, fig. 78).

J'ai examiné la chose bien des fois, et il m'a toujours semblé que les grains d'amidon naissaient dans ces corpuscules; quelques-uns ont encore à leur périphérie la trace de ces derniers (pl. VII, fig. 78).

Il y aurait lieu maintenant d'établir la nature de ces corpuscules. Nous ne saurions nous prononcer sur ce point, n'ayant pu étudier le développement du sclérote lui-même sur la plante nourricière. La connaissance de la structure interne du mycélium lors de sa transformation en sclérote fournirait sans doute des documents de nature à résoudre la question. Sans elle on peut s'exposer à de graves erreurs; nous avons vu, en effet, que lorsqu'on étudie la germination d'une graine sans tenir compte de la période de formation, il y a de grandes chances pour que l'on prenne pour des leucites des corps qui ne sont autre chose que des amylites. Il reste donc à étudier la structure du Champignon pendant la période de formation du sclérote.

En se basant sur les résultats généraux de nos précédentes recherches, on peut tout au moins, et sans y attacher pour le moment plus d'importance, faire ici quelques conjectures. Les phénomènes qui se passent dans le sclérote pendant sa germination étant de même ordre que ceux que présentent les autres tissus ou organes pourvus de réserves (albumens, embryons...), il y a de grandes probabilités pour qu'ils soient aussi les mêmes pendant la période de formation. En d'autres termes, les sclérotes, de même que les embryons, doivent présenter pendant leur période de formation des grains d'amidon transitoires; la chose serait d'autant moins surprenante pour l'ergot de Seigle, qu'il reçoit de la plante hospitalière toute la matière amylogène qui devait se déposer dans la graine dont il prend la place. Le fait est à vérifier. Pendant sa période de maturation, le sclérote, de même que les embryons, aurait perdu peu à peu sa matière amylacée: chaque grain d'amidon digéré en partie aurait laissé un squelette granuleux, c'est-à-dire un amylite. Or les amylites jaunissent par l'iode; ils ne seraient alors pas autre chose que ceux des corpuscules dont

il a été question précédemment, dans lesquels se déposent, comme l'on sait, les grains d'amidon. Le sclérote mûr renfermerait donc des amylites, et ceux-ci seraient le siège de la formation d'amidon. Les phénomènes que présenteraient les sclérotes pendant leur existence seraient en tout semblables (sauf pour la formation de chlorophylle) à ceux qu'on observe dans les tissus de réserve de toutes les autres plantes.

Quelle est enfin la destinée de l'amidon transitoire de l'ergot de Seigle? Tant que les périthèces ne se développent pas, l'amidon transitoire peut être très abondant. Si, pour une raison ou pour une autre, il ne s'en produit jamais, les grains d'amidon subissent bientôt une résorption partielle ou totale : à leur place peuvent subsister des amylites qui ne tarderont pas eux-mêmes à se désorganiser. Le même phénomène se produit, mais plus rapidement, lorsque les périthèces commencent à se développer; l'amidon est alors utilisé avec les autres matières de réserve pour la croissance de ces derniers.

2° *Coprin.* — Dans le sclérote du Coprin, le contenu figuré des cellules se compose uniquement de granulations très fines jaunissant par l'iode. Parmi ces granulations, on voit plus ou moins distinctement des sphérules granuleuses (pl. VII, fig. 83), parfois limitées par une sorte de membrane. Pendant la germination, c'est en elles qu'apparaissent les granulations amylacées, donnant lieu à un grain d'amidon composé, mais où l'on distingue toujours bien les granulations amylacées élémentaires. Par l'étude de la formation même du sclérote, ces sphérules se montreront peut-être comme des amylites; mais nous nous garderons de toute affirmation, n'ayant pas encore eu occasion de prendre connaissance de cette phase de la vie du Champignon. Il est bon de couper l'appareil sporifère dès qu'il commence à se former pour rendre plus sensible le dépôt d'amidon dans le sclérote. Même dans ces conditions, les grains d'amidon restent petits et sont beaucoup moins nombreux que dans l'ergot de Seigle (pl. VII, fig. 83, 86). Cette différence tient à ce que la réserve du

Coprin ne comprend pas de matières grasses; on sait, en effet, que ces matières, lorsque leurs effets sont combinés avec ceux des albuminoïdes, sont éminemment aptes à produire de la substance amylacée.

Il résulte donc de l'étude de la germination des sclérotes que *les Champignons sont susceptibles de former de véritables grains d'amidon*. Jusqu'ici on ne connaissait chez ces plantes que la cellulose partiellement hydratée, qui a, comme eux, la propriété de bleuir par l'iode. Ces grains d'amidon sont transitoires; leur production a lieu conformément aux lois qui régissent la mise en œuvre des matières de réserve et doit être rapportée essentiellement aux dédoublements que subissent les matières albuminoïdes pendant leur digestion, ainsi que le montre d'ailleurs le Coprin dont la réserve figurée est exclusivement albuminoïde.

S'il est un tissu de réserve avec lequel les sclérotes, particulièrement l'ergot de Seigle, présentent de nombreux points de ressemblance, c'est assurément l'albumen du Ricin et ses analogues. Dans les deux cas, en effet, le contenu des cellules est le même; il consiste en matières albuminoïdes et oléagineuses; l'amidon transitoire a les mêmes caractères et la même destinée; de part et d'autre, il est formé sans le secours de l'assimilation du carbone; enfin aucun des deux tissus ne présente de chlorophylle.

Mais, si l'albumen du Ricin ne forme de pigment vert à aucune époque de sa germination libre, celui du Pin pignon est capable, nous l'avons vu, de donner naissance à des chloroamylites issus des grains d'amidon transitoires. Il n'y aurait donc rien d'étonnant à ce que l'albumen du Ricin pût, lui aussi, dans de certaines conditions qui restent à déterminer, élaborer le pigment chlorophyllien. Pourquoi alors les Champignons eux-mêmes, qui présentent les mêmes caractères que ces albumens, qui forment en particulier de l'amidon transitoire, normalement utilisé dans toutes les autres plantes pour la constitution de la chlorophylle, pourquoi n'auraient-ils pas aussi la propriété de verdir dans des conditions déterminées?

La formation de grains de chlorophylle dans les Champignons nous apparaîtrait comme une conséquence de la formation des grains d'amidon transitoires. N'avons-nous pas vu, en effet, dans le cours de nos recherches, que partout les grains d'amidon transitoires sont susceptibles de se métamorphoser en chloroamylites avec l'aide de matières azotées? Qu'il s'agisse d'ailleurs de graines entières, d'embryons, d'albumens, de cotylédons isolés, les phénomènes sont partout les mêmes. Il n'y aurait donc là rien que de très naturel et de conforme aux phénomènes physiologiques que présente l'ensemble des autres végétaux. Nous signalons ce point intéressant de physiologie générale à l'attention des botanistes, trop heureux d'avoir établi la formation d'amidon dans les Champignons si elle doit être le point de départ de découvertes qui ne manqueront pas d'éclairer le problème, aujourd'hui encore très discuté, des fonctions propres de la chlorophylle.

VI

Conclusions.

Les conclusions qui découlent du présent travail sont de deux ordres : les unes se rapportent à la formation de l'amidon ; les autres à la formation des grains de chlorophylle. On peut les résumer de la manière suivante :

1° Contrairement à l'opinion généralement admise aujourd'hui dans la science, il résulte clairement de nos recherches que, très fréquemment, les grains d'amidon naissent librement dans le protoplasma, entre ses granules constitutifs, sans le secours d'aucun leucite et par simple cristallisation de la matière amylacée soluble de la cellule.

Il y a, en un mot, formation et, par suite, croissance libres de grains d'amidon, qu'il s'agisse d'ailleurs d'amidon transitoire (plantules) ou d'amidon de réserve (Pomme de terre...).

2° Ces faits jettent quelque doute sur la réalité du rôle attribué par quelques auteurs aux leucites, lorsque ces corpuscules albuminoïdes existent et sont le siège du dépôt d'amidon. Les fonctions de générateur de matière amylacée et de régulateur de la croissance des grains d'amidon que M. Schimper leur assigne sont des plus problématiques. Outre que la théorie de ce botaniste manque de base suffisante, elle est rendue très improbable par un grand nombre de faits que, non seulement elle est impuissante à expliquer, mais qui l'infirment même parfois d'une manière formelle. C'est ainsi que lorsqu'un grain d'amidon a grandi pendant quelque temps dans un leucite (cotylédon de Pois), le leucite disparaît complètement, ce qui n'empêche pas le grain d'amidon de continuer pendant longtemps encore sa croissance; de même, quand le leucite occupe une extrémité du grain d'amidon par suite de la croissance unilatérale de ce dernier, l'extrémité libre du grain d'amidon, pourvue du hile, est quelquefois plus large que celle qui touche au leucite, ce qui est contraire à l'idée de nutrition par le leucite; enfin la structure concentrique ou excentrique des grains d'amidon n'est pas davantage liée au fonctionnement des leucites: il nous suffit de rappeler que, dans la Pomme de terre, se produisent des grains d'amidon à hile nettement excentriqué, dans le Haricot des grains à hile central et cependant nés tous deux directement dans le protoplasma.

3° Dans certains cas, l'amidon naît sous la forme de granulations très nombreuses, d'une ténuité extraordinaire, dans le protoplasma circumnucléaire, lui-même finement granuleux. Il n'est pas possible alors d'établir nettement les rapports entre les granulations protoplasmiques et amylacées, à cause de leur extrême petitesse; mais il semble bien que la matière amylacée imprègne les granulations protoplasmiques qui, dès lors, bleuissent et deviennent autant de grains d'amidon. Je veux dire qu'il n'est pas impossible que, dans ces cas, les grains d'amidon adultes renferment des traces d'azote d'origine protoplasmique.

4° Pendant la période de maturation des graines, les grains d'amidon transitoires subissent une curieuse métamorphose : une partie de leur substance est digérée et utilisée pour la synthèse de matières albuminoïdes, l'autre partie est hydratée partiellement et subsiste sous la forme d'un squelette granuleux, de même taille qu'eux, se colorant dans les réactifs iodés en jaune ou en jaune rougeâtre. Ces squelettes physiologiques sont analogues à ceux que l'on obtient en dehors du corps de la plante par l'action de la salive ou des acides étendus sur l'amidon ; nous leur avons donné le nom d'amylites. D'après des recherches récentes de M. Meyer, les squelettes obtenus artificiellement seraient composés d'amylodextrine : les amylites ou squelettes formés pendant la vie même de la plante présentent par l'iode et le chloro-iodure de zinc les réactions de cette substance; ils représentent, en tous cas, des restes de grains d'amidon. Il faut donc bien se garder de considérer les amylites comme des leucites ; ils sont de nature ternaire, si tant est qu'on puisse affirmer que les grains d'amidon soient toujours absolument ternaires (voy. 3°). On peut les observer dans les graines mûres, par exemple dans le Haricot (axe), dans le Lupin (axe et cotylédons).

5° L'amidon transitoire qui apparaît pendant la germination des graines se dépose dans ces amylites et les envahit peu à peu, au point que ces derniers ne présentent bientôt plus trace de leur substance : il se forme ainsi un grain d'amidon composé aux dépens de chaque amylite. On voit que cette formation ne peut être bien comprise, quant au développement, qu'autant qu'elle est rattachée à la phase de formation de la graine ; on se rend compte alors que les amylites ne sont que des restes hydratés de grains d'amidon nés librement dans le protoplasma lors de la formation de l'embryon, et non pas des leucites comme on pourrait le croire en n'étudiant que la graine mûre. Il est donc tout naturel que les grains d'amidon ultérieurs, ceux de germination, continuent à se déposer, au moment de la reprise de la végétation, dans ces grains antérieurs légèrement modifiés pendant la période de maturation

de la graine. Cette formation d'amidon transitoire de germination n'a aucun rapport avec l'assimilation actuelle du carbone, puisqu'elle se présente avec les mêmes caractères pendant la germination à l'obscurité : elle provient uniquement de la mise en œuvre des matières de réserve de la graine.

6° La fonction normale des grains d'amidon transitoires, par exemple dans les plantules en voie de développement, est de former des grains de chlorophylle. A cet effet, le grain d'amidon subit les transformations précédemment indiquées (4e conclusion) ; une partie de sa substance est digérée ; l'autre forme un amylite. Cet amylite sera le substratum du futur grain de chlorophylle ; la partie digérée forme, avec le concours de radiations et de matières azotées dissoutes, le pigment chlorophyllien, qui imprègne l'amylite. Les grains de chlorophylle qui résultent de ces diverses actions chimiques ont donc un substratum ternaire : ce sont des amylites verdis. Le protoplasma de la cellule n'entre pour rien, morphologiquement, dans leur constitution.

Il importe donc de distinguer soigneusement ces grains de chlorophylle à origine amylacée des chloroleucites ou grains de chlorophylle à origine protoplasmique. C'est pourquoi nous proposons, pour la facilité du langage, de leur donner le nom de chloroamylites, qui rappellera leur origine ternaire. Nous dirons donc que les chloroamylites sont des grains de chlorophylle provenant de la métamorphose de grains d'amidon, nés eux-mêmes isolément, avec le seul concours de radiations et de matières azotées dissoutes de la cellule. Ce résultat est confirmé par l'étude du développement à l'obscurité. Les chloroamylites existent seuls, à l'exclusion de tout chloroleucite, pendant les premières semaines de la germination (tige des plantules). Généralement lorsque leur amidon générateur a disparu, il ne s'en dépose pas de nouveau dans leur intérieur, qui pourrait être attribué à l'assimilation du carbone par le pigment vert.

Les grains d'amidon de réserve peuvent être le siège des mêmes transformations que les grains transitoires ; ils donnent

alors naissance à de gros grains de chlorophylle (Pomme de terre). Les albumens eux-mêmes, que l'on croyait jusqu'ici incapables d'élaborer de la matière verte, m'ont présenté un exemple de formation de chloroamylites (Pin pignon) pendant leur germination libre.

Ainsi donc la destinée de l'amidon transitoire est de former le substratum de grains de chlorophylle (chloroamylites) et de contribuer activement à l'élaboration de leur pigment vert. Toutes les plantes, sauf les Champignons, qui cependant forment de l'amidon transitoire, peuvent être le siège de ces phénomènes physiologiques.

Le mode de développement des chloroamylites est d'accord avec l'idée de la dualité constitutive des grains d'amidon (granulose et amylodextrine).

7° Les chloroamylites, loin de former des grains d'amidon, sont formés par eux. Cela est si vrai que, lorsque l'amidon générateur a disparu des grains de chlorophylle, et que d'ailleurs les cellules considérées ne reçoivent plus de substance amylogène dissoute, ces grains verts ne tardent pas à entrer dans une phase de destruction. Ce phénomène se passe normalement dans la tige des jeunes plantules: le pigment vert disparaît, les amylites subsistent encore quelque temps sous la forme de sphérules granuleuses incolores, puis se dissocient, diffluent dans les cellules et disparaissent. C'est lorsque la tige est très jeune, lorsque les matières de réserve des cotylédons ou de l'albumen y affluent abondamment, qu'elle présente le plus de chlorophylle ; elle se décolore peu à peu à mesure qu'elle passe à l'état adulte. Puis peuvent se former de nouveaux grains de chlorophylle.

Les chloroamylites sont donc transitoires comme les grains d'amidon qui leur ont donné naissance, et il semble que la fonction du pigment vert soit ici tout autre que la synthèse des hydrates de carbone.

8° Indépendamment des chloroamylites, la jeune plante forme bientôt des chloroleucites, c'est-à-dire des grains de chlorophylle à substratum albuminoïde, résultant de la dif-

férenciation du protoplasma. Nous les avons vus se former par ce processus dans les tiges, les cotylédons, les feuilles des jeunes plantules (Haricot, Lupin, Ricin, Pin...) ; il n'est pas possible de les considérer comme résultant de la division de leucites analogues de la plante mère, puisque les très jeunes embryons ne présentent généralement pas trace de ces formations. Ces chloroleucites (dans les cas dont nous avons parlé dans ce travail) sont de formation actuelle et n'ont aucun rapport avec les formations antérieures analogues. Le principe de la transmission des leucites des plantes mères aux plantes nouvelles qui en dérivent n'est donc pas général. Il va sans dire, d'autre part, que ce principe n'a plus rien à voir avec les chloroamylites, puisque cette catégorie de grains verts, que l'on a considérés jusqu'ici comme des chloroleucites, est en réalité issue de grains d'amidon nés eux-mêmes librement dans le protoplasma.

Il y aura donc lieu de distinguer à l'avenir deux sortes de grains de chlorophylle, qui peuvent se trouver réunis dans une seule et même cellule :

I. Les chloroleucites, à substratum albuminoïde;

II. Les chloroamylites, à substratum ternaire.

Il est possible, d'après le développement, que la chlorophylle ait, dans les deux cas, une composition chimique légèrement différente.

9° Lorsque les graines germent à l'obscurité, elles produisent de l'amidon transitoire comme à la lumière; le phénomène de l'assimilation du carbone n'intervient donc pas dans la formation des grains d'amidon pendant la germination normale, lorsque la chlorophylle existe. La résorption des grains d'amidon est accompagnée de la formation d'amylites, généralement incolores, quelquefois colorés par la xanthophylle; la partie digérée, n'étant pas utilisée pour la formation du pigment vert, favorise la croissance de la plantule.

Lorsque la jeune plantule ne présente plus ou presque plus d'amidon, mais seulement des amylites, ces derniers ne verdissent plus lorsque la plantule est exposée à l'action de la

lumière. Si, au contraire, il reste une notable partie des grains d'amidon transitoires, le verdissement a lieu. Il résulte de là que la substance amylacée est nécessaire à l'élaboration du pigment vert des chloroamylites.

10° Non seulement les graines entières, mais les parties de graines (cotylédons, albumens ...) sont susceptibles, pendant leur germination isolée, de former de l'amidon transitoire, à condition qu'elles renferment, parmi leurs réserves, une quantité suffisante de matières albuminoïdes. C'est, en effet, essentiellement aux dédoublements que subissent ces matières pendant la germination qu'il faut rapporter la production de matière amylacée, ainsi que des diastases par lesquelles s'opère la digestion des substances ternaires de réserve (amidon, huile, cellulose). Il résulte de là que les tissus de réserve qui ne contiennent qu'une très faible quantité de matières albuminoïdes n'ont pas la propriété de germer isolément (albumens amylacés, cornés). C'est ce qui arrive, par exemple, pour les albumens où l'amidon est la substance de beaucoup dominante de la réserve (Graminées). Tous ces phénomènes se produisent aussi bien à l'obscurité qu'à la lumière.

11° Une confirmation remarquable de l'origine physiologique albuminoïde de l'amidon transitoire résulte de ce fait que les Champignons eux-mêmes sont susceptibles de produire cet hydrate de carbone, quand les réserves remplissent les conditions précédemment indiquées. C'est ainsi que les sclérotes, pendant leur période de germination (et probablement aussi pendant leur période de formation), forment de l'amidon transitoire, tout comme les albumens aleuriques, les tigelles, les cotylédons, isolés des graines entières.

12° On peut donc dire que, dans la très grande majorité des cas, sinon dans tous, les organes ou tissus pourvus de matières de réserve parmi lesquelles figurent au moins des matières albuminoïdes forment, pendant leur germination, de l'amidon transitoire, d'origine essentiellement albuminoïde et par suite, sans rapport avec l'assimilation actuelle du carbone, lorsque la chlorophylle existe.

Les faits principaux qui résultent de l'ensemble de ces recherches sont :

1° *La naissance libre des grains d'amidon, sans l'intermédiaire de leucites;*

2° *La formation de grains de chlorophylle (chloroamylites) aux dépens de grains d'amidon nés librement dans le protoplasma;*

3° *La formation actuelle de chloroleucites, par différenciation du protoplasma;*

4° *La production d'amidon dans les Champignons.*

Ces recherches ont été faites au laboratoire d'Organographie et Physiologie du Muséum d'histoire naturelle, sous la haute et bienveillante direction de M. Van Tieghem. Je le prie, en terminant, d'agréer mes plus sincères remerciements.

EXPLICATION DES FIGURES

Les parties figurées en noir représentent des grains d'amidon, excepté dans les figures 28 (pl. V), 32-36, 41, 42, 44, 47, 48, 50, 52 (pl. VI), où elles correspondent à des chloroleucites.

Grossissement : 800.

PLANCHE V.

Fig. 1-5. Période de formation de l'embryon du *Phaseolus vulgaris*.

Fig. 1. Deux cellules d'un très jeune embryon de *Phaseolus vulgaris*. On voit les grains d'amidon naître sous la forme de baguettes très fines dans le protoplasma, surtout autour du noyau (tigelle). Il n'y a pas de leucites.

Fig. 2. La même formation dans la coiffe de la radicule.

Fig. 3, 4, 5. Les grains d'amidon de l'axe de l'embryon grandissent rapidement et finissent par remplir plus ou moins complètement les cellules, lorsque l'embryon est arrivé à sa taille définitive.

Fig. 6-10. Période de maturation de la même graine.

Fig. 6 et 9. Pendant la période de maturation, les grains d'amidon sont partiellement digérés : la partie bleuissante, c'est-à-dire la granulose, diminue

peu à peu, et tout autour se forme une zone granuleuse qui jaunit dans l'eau iodée ; cette zone granuleuse est le commencement d'un amylite.

Fig. 10. A la place de chaque grain d'amidon de la figure 5, on trouve maintenant un squelette granuleux, jaunissant dans l'iode, c'est-à-dire un amylite. Ces amylites sont plus ou moins distincts des granules albuminoïdes qui remplissent le reste de la cellule. La solution iodée ne produit plus aucun bleuissement.

Fig. 7. Cette figure, considérée de gauche à droite, montre la résorption partielle d'un grain d'amidon et la formation corrélative d'un amylite.

Fig. 8. Quelques amylites isolés, incolores, pris dans la graine complètement mûre.

Fig. 11-17. Période de germination de la graine du *Phaseolus multiflorus*.

Fig. 11, 12, 13. L'amidon transitoire de germination se dépose dans les amylites (tige) et forme des grains d'amidon composés, souvent très élégants.

Fig. 14. De gauche à droite, on voit des grains d'amidon se déposer dans les amylites, de taille différente, et les envahir plus ou moins complètement.

Fig. 15. Les grains d'amidon composés commencent à se transformer en chloroamylites : on ne voit plus que de petits noyaux bleuissants, noyés dans un grain vert granuleux (tige).

Fig. 16. Les mêmes grains d'amidon, complètement transformés en chloroamylites, nettement granuleux, d'un vert foncé. La solution iodée ne produit plus aucun bleuissement. Ces cellules sont prises dans l'écorce externe de la jeune tige.

Fig. 17. Une cellule voisine de l'endoderme, où les chloroamylites renferment encore une partie de leurs granules amylacés générateurs (tige).

Fig. 18-24. Période de formation de l'embryon du *Pisum sativum*.

Fig. 19. Deux cellules du suspenseur de l'embryon, renfermant des chloroleucites sans amidon autour des noyaux, très nombreux dans le protoplasma pariétal. (Gros. 200.)

Fig. 18. Une cellule du très jeune embryon où les grains d'amidon commencent à se déposer en nombre variable dans les chloroleucites.

Fig. 20. Les grains d'amidon grandissent rapidement, en même temps que les chloroleucites qui les entourent (cotylédons).

Fig. 21. Quelques chloroleucites, avec leurs granules ou baguettes amylacées, perdant leurs contours, diffluant les uns dans les autres pour former une sorte de gelée verte et se confondant plus ou moins avec le protoplasma voisin également coloré en vert.

Fig. 22. Les grains d'amidon de réserve, arrivés à une certaine taille, présentent encore une enveloppe verte, reste du chloroleucite, mais d'un vert de plus en plus clair et d'une transparence de plus en plus grande (cotylédons).

Fig. 23. Grains d'amidon qui n'ont plus trace du chloroleucite primitif et qui continuent cependant à grandir pendant longtemps encore pour devenir adultes.

Fig. 24. Deux grains d'amidon de réserve ayant atteint la moitié de leur taille définitive et présentant des couches concentriques. Celui de gauche est sans enveloppe chlorophyllienne; celui de droite, au contraire, présente encore un reste plus ou moins transparent du leucite antérieur.

Fig. 25-29. Germination du *Cicer arietinum*.

Fig. 25. Grains d'amidon composés formés pendant la germination du *Cicer arietinum* (tige); leurs granules amylacés élémentaires se sont déposés comme d'ordinaire dans des amylites.

Fig. 26. Chloroamylites de la même plantule, issus de la métamorphose des grains d'amidon transitoires; quelques-uns renferment encore un ou plusieurs noyaux bleuissant par l'eau iodée.

Fig. 27. Chloroamylites présentant encore çà et là quelques traces d'amidon et commençant à entrer dans leur phase de destruction; leurs contours deviennent irréguliers; leur substance ne tarde pas à se désagréger et à se résorber plus ou moins complètement.

Fig. 28. Une cellule corticale de la jeune plantule montrant des chloroleucites dans le protoplasma pariétal; ces chloroleucites sont sans amidon.

Fig. 29. Une cellule voisine de la précédente renfermant de nombreux chloroamylites sans amidon, plus ou moins fusionnés entre eux et à contours peu distincts. On voit la différence de forme entre ces chloroamylites granuleux et les chloroleucites compacts de la figure précédente.

Planche VI.

Fig. 30-35. Germination du *Pinus pinea*.

Fig. 30. Deux cellules de la tige d'une plantule de Pin pignon avec de nombreux chloroamylites, plus ou moins complètement privés de leur amidon générateur.

Fig. 31. Une cellule plus âgée de la même plantule (40 jours) où les grains de chlorophylle, très granuleux, commencent à perdre leur pigment vert, diffluent les uns dans les autres et se détruisent peu à peu.

Fig. 32. Une cellule sous-épidermique de la tige, dont le protoplasma pariétal est fortement et uniformément coloré en vert.

Fig. 33, 34, 35. Ce protoplasma pariétal est ici découpé, soit partiellement (33, 34), soit totalement (35), en chloroleucites compacts, d'un vert très foncé. Dans la figure 34, on voit, outre les chloroleucites, quelques chloroamylites granuleux sphériques.

Fig. 36. Une cellule de la tige du *Phaseolus multiflorus*, montrant les chlo-

roleucites dans le protoplasma pariétal et quelques chloroamylites sphériques (tige).

Fig. 35 *bis*. Une cellule corticale d'une plantule de *Ricinus communis*, après trente jours de germination. Les chloroamylites ont perdu leur pigment et se sont transformés en sphérules granuleuses (amylites); souvent bordées d'une fausse membrane; ces amylites eux-mêmes se détruisent peu à peu dans la cellule.

Fig. 37. Cellules de la tige du *Pinus pinea* (40 jours) renfermant, à côté des chloroamylites des grains d'amidon de néoformation, formés librement dans le protoplasma; ces grains d'amidon en baguettes se transforment partiellement en chloroamylites.

Fig. 38. Une cellule d'un cotylédon de la même plantule où chaque chloroamylite, à contour indistinct, présente une ou plusieurs baguettes d'amidon de néoformation.

Fig. 39. Une cellule de l'écorce interne d'une tige de *Lupinus albus*, montrant autour du noyau des chloroamylites incomplets, c'est-à-dire pourvus encore d'une partie de leurs granules amylacés générateurs, et des chloroleucites en forme de baguettes, nés directement dans le protoplasma.

Fig. 40. Une cellule voisine ne renfermant que des chloroamylites; ils sont complètement formés : les granulations qu'ils présentent ne sont plus susceptibles de bleuir dans l'eau iodée.

Fig. 41. Une cellule du cotylédon du *Lupinus albus* (tissu en palissade) montrant des chloroleucites dans le protoplasma pariétal.

Fig. 42. Une cellule de l'écorce de la tige présentant des chloroamylites vert pâle, granuleux, sphériques et des chloroleucites ovales ou en baguettes compactes, dans le protoplasma pariétal légèrement contracté (*Lupinus albus*).

Fig. 43. Une cellule de la tige du *Pinus pinea*, après cinquante jours de germination, montrant la transformation des chloroamylites en granulations brillantes, incolores, qui semblent de nature oléagineuse.

Fig. 44. Une cellule d'un cotylédon de la même plantule montrant quelques chloroamylites sphériques, déjà privés de pigment vert et ayant subi la transformation en granules brillants, dont il vient d'être question. En outre des chloroleucites.

Fig. 45. Une cellule voisine ne renfermant que des chloroamylites décolorés, à contours indistincts et transformés plus ou moins complètement en gouttelettes oléagineuses brillantes.

Fig. 46. Une cellule de parenchyme cotylédonaire du *Lupinus albus*, montrant la transformation presque achevée des grains d'amidon transitoires de germination en chloroamylites granuleux. La figure 41 indique les chloroleucites du tissu en palissade.

Fig. 47. Une cellule sous-épidermique de la tige du *Phaseolus multiflorus* (30 jours) avec des chloroamylites sphériques très développés et des chloroleucites ovales, compacts. Les premiers ont perdu complètement leur amidon formateur; les seconds n'en ont pas formé.

Fig. 48. Un noyau d'une cellule médullaire de la tige du *Phaseolus multiflorus*, pendant la germination à l'obscurité, entouré de petits xantholeucites.

Fig. 49. Une cellule sous-épidermique de la même tige remplie de chloroamylites, sphériques, granuleux, d'un vert foncé; ils perdent leurs contours, diffluent les uns dans les autres et forment par leur ensemble une sorte de gelée granuleuse verte au travers de laquelle on voit le noyau.

Fig. 50. Deux cellules de la même plantule (tige), renfermant l'une et l'autre des chloroleucites allongés, souvent très petits, formés par différenciation du protoplasma. La cellule supérieure renferme, en outre, quelques chloroamylites, peu consistants, d'un vert pâle.

Fig. 51. Un stomate de *Phaseolus multiflorus* (tige) avec des grains d'amidon composés déposés dans des amylites et simplement verdis. Leur transformation en chloroamylites est toujours très incomplète, même lorsque les cellules de l'écorce ont déjà perdu tout leur amidon transitoire.

Fig. 52. Un noyau d'une cellule corticale de la tige entouré de nombreux chloroleucites en baguettes, parfois d'une extrême finesse.

Fig. 53. De gauche à droite, on voit la transformation d'un grain d'amidon composé en un chloroamylite complet (*Phaseolus multiflorus*).

Fig. 54. Les chloroamylites perdent plus tard une partie de leur pigment et de leur substratum et deviennent ainsi autant de sphérules granuleuses, pauvres en substance (*id.*).

Fig. 55. Des grains d'amidon de néoformation peuvent se produire dans ces sphérules décolorées (amylites) (*Pinus pinea*).

Fig. 56. De semblables grains de néoformation peuvent apparaître aussi librement dans le protoplasma des mêmes cellules (*id.*).

Fig. 57-61. Péricarpe du *Pisum sativum*.

Fig. 57. Une cellule d'un jeune pistil montrant la formation libre des grains amylacés dans le protoplasma verdi.

Fig. 58. Les mêmes granules plus développés, devenus verts comme le protoplasma ambiant.

Fig. 59. Les grains d'amidon commencent à se transformer en chloroamylites : les noyaux bleuissants disparaissent peu à peu pour laisser place aux grains de chlorophylle.

Fig. 60. Une cellule sous-épidermique du péricarpe, prise dans un fruit de 4 centimètres de longueur, montrant des chloroamylites, les uns complètement formés, les autres encore pourvus d'une partie de leur grain d'amidon générateur. La teinte verte est très intense.

Fig. 61. Une cellule du péricarpe adulte dans laquelle les chloroamylites précédents ont été complètement envahis chacun par un gros grain d'amidon, généralement simple. Certains de ces grains présentent encore à leur périphérie la trace des chloroamylites; d'autres, au contraire, en sont complètement dépourvus. Ces derniers sont incolores.

Fig. 62-70. Péricarpe du *Phaseolus vulgaris*.

Fig. 62. Un jeune fruit, de 4 à 5 centimètres de longueur, ne renfermant que des chloroamylites granuleux, issus de grains d'amidon transitoires. L'iode ne produit plus aucun bleuissement.

Fig. 63. Les mêmes grains de chlorophylle, plus âgés, maintenant remplis de nombreux granules amylacés, donnant par leur ensemble un grain d'amidon composé très régulier.

Fig. 64. Chloroamylites complètement envahis par un grain d'amidon simple de petite taille. Ces grains d'amidon, simplement verts, sont groupés autour du noyau qu'ils masquent complètement. Dans les diaphragmes du fruit.

Fig. 65. Transformation progressive des grains d'amidon du très jeune âge, nés librement dans le protoplasma, en chloroamylites (*Phaseolus vulgaris*).

Fig. 66. Quelques chloroamylites complets : ils sont sphériques et nettement granuleux.

Fig. 67. Ces chloroamylites se remplissent de nombreux grains amylacés et donnent un grain d'amidon composé.

Fig. 68. Grains d'amidon composés pris dans le péricarpe mûr. Les uns ont encore une trace du chloroamylite sous forme d'une mince enveloppe verdâtre ; les autres n'ont aucune enveloppe et sont à peu près incolores. Dans ce dernier cas, les grains élémentaires des grains composés sont très distincts et facilement séparables dans la cellule.

Fig. 69. Quelques grains d'amidon composés adultes sans trace du chloroamylite antérieur ; ils sont à peu près incolores.

Fig. 70. Quelques grains d'amidon simples du même fruit adulte, également sans aucun reste des chloroamylites : ils sont moins nombreux que les précédents.

Fig. 71. Une cellule d'un ovule de *Lilium candidum*, renfermant de nombreux granules amylacés nés librement dans le protoplasma autour du gros noyau.

Fig. 72. Les mêmes grains d'amidon, un peu plus âgés.

Fig. 73. Une cellule d'albumen transitoire du *Phaseolus vulgaris*, montrant des grains amylacés développés librement dans le protoplasma.

Fig. 74. Les mêmes grains plus âgés.

Fig. 75. Taille de ces grains d'amidon transitoire lorsque l'albumen est digéré par l'embryon en voie de développement.

Fig. 76. Une cellule du péricarpe du *Cytisus Laburnum*, avec des chloroamylites complets, sans trace de leur amidon générateur et des grains d'amidon de néo-formation disséminés dans le protoplasma granuleux où ils se sont déposés librement.

PLANCHE VII.

Fig. 77-86. Formation d'amidon dans les Champignons.

Fig. 77. Fragment de coupe transversale d'un sclérote de *Claviceps purpurea* (ergot de Seigle), après douze jours de germination. Certaines cellules renferment des corpuscules, jaunissant par l'eau iodée; d'autres présentent déjà nettement des grains d'amidon. Çà et là une gouttelette oléagineuse.

Fig. 78. Coupe longitudinale du même sclérote. On voit dans certains filaments des corpuscules jaunissant par l'iode, disposés en files longitudinales, et dans d'autres une file de grains d'amidon qui semblent se déposer dans des corpuscules analogues. Parfois ces grains d'amidon ont encore un reste de ces corpuscules sous la forme d'une mince enveloppe, qui elle-même disparaît plus tard.

Fig. 79-82. Fragments de coupes transversales après quinze à trente jours de germination. On voit se former de nombreux granules amylacés, quelquefois simples, le plus souvent composés. Les granules élémentaires des grains composés se déposent dans des corpuscules granuleux, semblables aux précédents, et qui sont peut-être des amylites.

Fig. 83-86. Coupes transversales du sclérote du Coprin (*Coprinus stercorarius*). Le contenu des cellules, très abondant, est finement granuleux et jaunit par l'iode ; on y distingue des sphérules granuleuses plus ou moins nettes. Après vingt jours de germination, on voit apparaître des granules amylacés, dans ces sphérules (amylites), granules qui forment des grains d'amidon composés. Ils sont moins abondants que dans l'ergot de Seigle

Fig. 87-94. Germination isolée de l'albumen du *Pinus pinea.*

Fig. 87. Une cellule d'albumen de Pin pignon isolé, après six jours de germination libre ; on y voit de nombreux grains d'aleurone, quelques gouttelettes oléagineuses et un certain nombre de grains d'amidon transitoires de germination.

Fig. 88. Une cellule un peu plus âgée, montrant nettement de nombreux grains d'amidon composés déposés dans des amylites, et noyés dans la masse granuleuse albuminoïde provenant de la fragmentation, par digestion, des grains d'aleurone.

Fig. 89. Un noyau entouré de granulations aleuriques parmi lesquelles l'eau iodée décèle de nombreux grains d'amidon composés, souvent très petits, de même aspect que les granulations voisines jaunissant par le même réactif. On ne saurait distinguer directement les deux formations.

Fig. 90. Quelques grains d'amidon composés de l'albumen du Pin. Ceux de la deuxième rangée se montrent noyés dans une sorte de corpuscule vésiculeux qui n'est autre chose qu'un amylite provenant de la période de formation de l'albumen.

Fig. 91. Grains d'amidon formés librement dans le protoplasma sans aucune espèce d'amylites, à plus forte raison de leucites. (Voy. fig. 92.)

Fig. 92. Une cellule d'un albumen qui a germé pendant quinze jours sur l'embryon et qui a été ensuite isolé ; la germination a continué. Les réserves, en partie disparues, ne consistent plus maintenant qu'en une masse finement granuleuse assez peu abondante pour permettre de suivre la formation de nouveaux corps figurés. Or, pendant la germination libre de l'albumen ainsi plus ou moins épuisé, on voit nettement se former des granules ou baguettes amylacées librement dans le contenu granuleux de la cellule.

Fig. 93. Une cellule d'albumen entier de Pin après trente jours de germination libre. Elle est à peu près complètement remplie de grains d'amidon transitoires.

Fig. 94. Après quarante jours de germination, ces grains d'amidon se résorbent partiellement dans toute leur masse et laissent chacun un amylite granuleux, sphérique que l'on distingue facilement des granules aleuriques environnants non digérés. A ce moment, l'albumen commence à se décomposer. Tout le contenu jaunit par l'iode.

Fig. 95. Une cellule de l'albumen du *Ricinus communis*, séparé de la plantule après quinze jours de germination normale et soumis à la germination libre : il se forme dans son contenu, maintenant peu abondant, des granules amylacés déposés librement dans le protoplasma, sans leucites.

Fig. 96-101. Développement de l'amidon dans les Floridées.

Fig. 96. *Sphærococcus coronopifolius*. Trois cellules très jeunes, renfermant des érythroleucites sans amidon, et des grains d'amidon nés isolément dans le protoplasma.

Fig. 97, 98. Cellules plus âgées montrant des grains d'amidon plus développés ; quelques-uns cependant sont encore très fins, composés de plusieurs granules placés bout à bout, nés directement dans le protoplasma, sans leucites.

Fig. 99. Cette figure indique la suite des développements d'une baguette simple ou granuleuse en un grain d'amidon unique, arrondi ou ovale.

Fig. 100. Grains d'amidon adultes de la même plante, après le traitement par l'alcool absolu. Ils sont contractés et présentent de nombreux plis, comme si les grains normaux avaient un contenu plus ou moins liquide qui aurait été exosmosé par l'alcool.

Fig. 101. *Polysiphonia elongataira* (par erreur *Cystose* au bas de la planche). Dans cette Floridée, on remarque aussi des grains d'amidon, parfois très fins, nés librement dans le protoplasma, et des érythroleucites privés de cet hydrate de carbone.

Fig. 102. Une spore d'*Equisetum* en germination ; *a*, poil absorbant. La spore présente des grains d'amidon composés, déposés dans des amylites au moment de la germination et qui se transforment peu à peu en chloroamylites. Le tube radiculaire présente une formation des plus nettes de grains d'amidon en baguettes, sans leucites, par simple dépôt dans le protoplasma. Plus tard, ces grains amylacés se résorbent : le tube est alors presque hyalin.

Fig. 103. Un poil du pistil du *Phaseolus vulgaris*, montrant des granules amylacés déposés librement dans le protoplasma.

Fig. 104-106. Formation libre de grains d'amidon dans le bourgeon terminal d'un rhizome de *Polygonatum vulgare*. Les granules amylacés sont fort nombreux et noyés dans les grains albuminoïdes de la cellule.

Fig. 107. Les granules amylacés se résorbent en certains points pour laisser place à des amylites, généralement disposés autour du noyau.

Fig. 108, 109. Deux noyaux entourés de petits amylites (base du bourgeon).

Fig. 110. Une cellule corticale de la partie antérieure du rhizome montrant des amylites très nets, provenant sans doute, comme ceux des figures 107-109, de la métamorphose de grains d'amidon.

Fig. 111. Une cellule un peu plus âgée montrant le commencement du dépôt d'amidon de réserve dans les amylites.

Fig. 112. Quelques grains d'amidon composés, groupés autour du noyau ; ils ne présentent plus trace des amylites dans lesquels ils se sont déposés.

Fig. 113. Quelques grains d'amidon de réserve choisis parmi les plus développés. Le développement dans le *Polygonatum* présente les mêmes caractères généraux que dans le péricarpe du Haricot (voy. fig. 62-70).

Fig. 114-119. Putréfaction du Haricot. Voyez fin du chapitre IV.

Fig. 114. Une cellule du cotylédon du *Phaseolus multiflorus*, isolée par gélification, montrant le commencement de la résorption, avec formation d'amylites, des grains d'amidon de réserve. Ces grains sont noyés dans des granulations aleuriques. La membrane gonflée et séparée du contenu bleuit par l'eau iodée. On voit que la partie bleuissante des grains d'amidon diminue peu à peu, en se fragmentant parfois, tandis que la partie rosée périphérique, commencement de l'amylite, augmente. Ces phénomènes sont accomplis par des Bactéries.

Fig. 115. Les Bactéries ont digéré toute la partie bleuissante des grains d'amidon. A la place de chacun de ces derniers on trouve un amylite qui se colore complètement en rose pâle par l'eau iodée et qui représente un reste hydraté du grain d'amidon antérieurement existant. Ces amylites ont des couches concentriques comme le grain d'amidon normal ; ils sont entourés par les granulations aleuriques non encore détruites par les Bactéries. Au haut de la cellule se trouve un sphérocristalloïde azoté, probablement une amide, provenant du dédoublement des matières albuminoïdes de réserve par les Bactéries.

Fig. 116, 117. Ces figures montrent les divers aspects de la résorption partielle que subissent les grains d'amidon et de la formation corrélative des amylites. Les parties bleuissantes sont indiquées en noir.

Fig. 118. Un amylite complet avec ses couches concentriques ; il prend dans l'eau iodée une coloration rosée.

Fig. 119. Fragmentation d'un amylite, prélude de sa disparition ultérieure plus ou moins complète.

PLANCHE VIII.

Solanum tuberosum (tubercule) ; excepté 123, 125, 126, 131.

Fig. 120. Développement de l'amidon de réserve dans un jeune tubercule de Pomme de terre : des baguettes amylacées, quelquefois très longues, se déposent librement dans le protoplasma, d'abord autour du noyau.

Fig. 121. Les grains d'amidon se développent rapidement, toujours sans leucites.

Fig. 122. Quelques grains d'amidon un peu plus âgés ; ils sont absolument sans enveloppe. Le premier et le troisième sont composés d'un certain nombre de segments placés bout à bout.

Fig. 123 et 131. Développement de l'amidon de réserve dans les racines tubercules de l'*Alstrœmeria psittacina* : les grains amylacés sont extrêmement nombreux (123) et au début ressemblent de tous points aux granulations protoplasmiques.

Fig. 124. Un noyau d'une cellule de Pomme de terre recouvert de fines baguettes amylacées, formées librement, sans leucites.

Fig. 125. Quelques grains d'amidon adultes de l'*Alstrœmeria psittacina* : ils sont absolument sans enveloppe.

Fig. 126. Des grains semblables qui ont séjourné dans l'alcool et autour desquels le protoplasma s'est contracté, en simulant quelquefois une fausse membrane.

Fig. 127. Une cellule très jeune du tubercule de Pomme de terre, montrant le développement libre des grains amylacés. Ils ont ici une forme différente de ceux des figures 120 et 124.

Fig. 128, 129. Les mêmes grains plus développés.

Fig. 130. Quelques-unes des formes que présentent les grains d'amidon de la Pomme de terre, en voie de développement.

Fig. 131. Formation d'amidon dans l'*Alstrœmeria psittacina*. (voy. 123).

Fig. 132. Développement de l'amidon de la Pomme de terre : les grains sont, à l'origine, composés de trois ou quatre granulations amylacées qui grandissent simultanément. Ils sont très nombreux autour du noyau ; on en voit d'extrêmement petits. Dans les figures 120 et 127 les grains d'amidon sont, au contraire, simples.

Fig. 133. Ici les baguettes amylacées granuleuses sont situées dans le protoplasma pariétal ; quelques-unes sont composées de six, sept granules.

Fig. 134. Les grains d'amidon composés grandissent rapidement ; leurs grains élémentaires sont encore distincts.

Fig. 135, 136, 137. Dans chacune de ces figures on voit les grains élémentaires des grains composés se souder peu à peu en un grain en apparence simple (indiqué à droite) et où les couches concentriques se différencient.

Fig. 138. Deux grains d'amidon de réserve, à moitié transformés en chloroamylites granuleux.

Fig. 139, 140. Trois grains d'amidon contre lesquels le protoplasma voisin a verdi sur une certaine étendue.

Fig. 141. Trois grains d'amidon de très grande taille, pris dans les assises moyennes du tubercule où leur transformation en chloroamylites est toujours fort incomplète : ils sont simplement entourés d'une zone verte très mince provenant de la métamorphose de la matière amylacée.

Fig. 142. Les grains d'amidon de réserve commencent à se transformer en chloroamylites granuleux. La cellule renferme deux cristalloïdes.

Fig. 143. Les chloroamylites sont ici presque tous complètement formés, c'est-à-dire que leur amidon générateur est complètement résorbé : il ne se produit plus que çà et là un léger bleuissement. Les chloroamylites sont granuleux. Il y en a de très développés.

Fig. 144. Quelques chloroamylites complètement constitués : ils sont nettement granuleux. L'iode n'y produit plus aucun bleuissement.

Fig. 145. Un noyau entouré de petits leucites, inactifs dans la formation de l'amidon, pris dans un jeune tubercule non amylifère de 6 millimètres de longueur.

Fig. 146. A côté de ces petits leucites se trouvent quelquefois des baguettes amylacées, nées isolément dans le protoplasma et, par conséquent, sans rapport avec les leucites.

Fig. 147. Le noyau de la figure 145, vu de profil, montrant la couronne de petits leucites.

INFLUENCE DE LA LUMIÈRE

SUR

LA FORME ET LA STRUCTURE DES FEUILLES

Par M. Léon DUFOUR.

INTRODUCTION

Suivant la station où elles vivent, les diverses plantes appartenant à une même espèce se développent dans des conditions très différentes : leurs parties souterraines se trouvent dans un sol qui peut présenter les plus grandes variétés comme état physique et comme composition chimique, leurs parties aériennes reçoivent une quantité plus ou moins grande de lumière et de chaleur et croissent dans une atmosphère plus ou moins humide. La culture arrive à produire des modifications bien plus considérables encore que celles que l'on rencontre dans la nature.

Aussi ne doit-on pas être étonné des variations que l'on peut constater entre deux individus d'une même espèce : variations dans la taille de la plante tout entière ou de certaines de ses parties seulement, variations dans le degré de développement et de différenciation de ses divers tissus.

Le milieu dans lequel vit une plante comprend une partie impondérable qui se manifeste par les effets auxquels nous donnons le nom de phénomènes de chaleur, lumière, etc., et une partie pondérable constituée par les corps solides, liquides ou gazeux qui entourent la plante.

Ce sont des différences dans le milieu qui produisent chez les végétaux une partie des variations que nous venons de signaler. Les autres, dont nous ne nous occuperons pas, sont dues à des différences primitives qui existent, par exemple,

entre les œufs de deux individus d'une même espèce, et qui peuvent être la source d'une foule d'autres variations qui se produiront entre ces deux êtres dans le cours de leur développement.

L'étude de l'influence du milieu sur les plantes, en nous apprenant que tel changement introduit dans le milieu produit telle modification dans l'être vivant, pourra nous mettre sur la voie de l'explication des phénomènes intimes qui se passent chez les végétaux. De plus, si nous arrivons à connaître avec précision la nature et l'étendue des modifications dues aux divers changements de milieu, nous pourrons appliquer ces connaissances en cherchant à reproduire, autant que ce sera possible, les modifications observées. De là l'intérêt et l'utilité de ce genre de recherches.

Mais, pour étudier l'influence d'une cause de variation, il est indispensable de ne faire agir sur les individus mis en expérience que cette cause unique. N'existerait-il, en effet, entre les deux milieux comparés que deux différences, on ne pourrait légitimement attribuer à l'une plutôt qu'à l'autre les résultats constatés. C'est seulement quand toutes les autres conditions sont les mêmes de part et d'autre, et qu'un seul des éléments est variable, que l'on peut énoncer une conclusion précise.

Dans le présent travail, je me suis proposé de rechercher l'influence de l'intensité de la lumière sur les végétaux en comparant des plantes qui croissaient les unes au soleil, les autres à l'ombre.

On verra, par la suite, que j'ai opéré de deux façons : d'abord, en faisant pousser des plantes à des intensités lumineuses différentes, les autres conditions étant maintenues identiques; ensuite, en comparant simplement des plantes exposées dans la nature à des éclairements différents. La première méthode seule est entièrement rigoureuse; la seconde manque de précision, parce qu'entre les individus comparés il existe généralement d'autres différences que celle relative à l'éclairement. Toutefois, elle n'est pas sans utilité, elle peut

faire prévoir des résultats dont la première méthode démontrera l'exactitude; elle permet, en outre, d'étendre à un plus grand nombre de cas les résultats obtenus par la première méthode.

C'est principalement sur les feuilles qu'a porté cette étude. cependant j'ai constaté, dans divers cas, des différences si considérables dans les caractères de la plante entière que j'ai cru devoir les mentionner. De plus, quand d'autres organes, tels que la tige, m'ont offert des faits identiques à ceux déjà trouvés pour les feuilles, ou bien m'ont paru présenter, pour certains tissus, des différences de même ordre, que les feuilles, mais à un degré plus élevé, je n'ai pas voulu les passer sous silence.

Ce travail comprend d'abord l'*Historique* des recherches déjà faites sur ce sujet. Puis il est divisé en deux parties.

La première traite de la *Morphologie externe*.

La seconde de la *Morphologie interne*.

Enfin un court résumé donne les *Conclusions* du travail.

HISTORIQUE

Dans un mémoire où il a étudié les divers phénomènes que nous appelons aujourd'hui phénomènes d'héliotropisme (1), Dutrochet a donné les premières indications relatives aux rapports qui peuvent exister entre la lumière et la structure anatomique de la feuille. Il montre que la face d'une feuille opposée à la lumière est généralement plus pâle que celle qui est directement éclairée. Il attribue ce fait à l'air accumulé dans les *cavités pneumatiques*, qui sont plus abondantes du côté de la face la moins éclairée. Ces cavités pneumatiques sont formées par les chambres sous-stomatiques et les espaces intercellulaires du tissu lacuneux. Dutrochet ajoute que si

(1) *Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des animaux et des végétaux* (1837), t. II, p. 100.

une feuille est disposée verticalement, et il cite comme exemple celle du *Lactuca virosa*, les cavités pneumatiques sont également abondantes sur les deux faces. Il a constaté aussi que, chez diverses Graminées, c'est la face supérieure qui se montre plus pâle, plus lacuneuse, et qu'alors c'est elle qui est tournée vers le sol. Dès 1824 (1), il avait indiqué le même fait pour les « feuilles ramules » du *Ruscus aculeatus*.

Duval-Jouve (2) a signalé, pour quelques Graminées : *Psamma arenaria*, *Spartina versicolor*, par exemple, un fait analogue à celui découvert par Dutrochet. Leurs feuilles possèdent des stomates, sinon exclusivement, du moins en plus grande abondance, sur leur face supérieure, et au lieu d'avoir cette face tournée vers le ciel, elles subissent une torsion, et alors la tiennent constamment dirigée vers le sol. Ce même savant indique comme autre relation entre la structure anatomique de la feuille et son éclairement, que les Graminées qui vivent en des endroits secs, chauds, très éclairés possèdent un système fibreux remarquablement développé, tandis que celles, au contraire, qui croissent en des lieux frais et ombragés présentent une prédominance des cellules parenchymateuses.

Irmisch (3) a montré également que, chez l'*Allium ursinum* dont les feuilles tournent normalement vers le sol leur face supérieure, cette face acquiert les caractères d'une face inférieure, couleur pâle, épiderme stomatifère, tandis que la face opposée regardant le ciel a une couleur plus foncée et ne présente aucun stomate. Mais cet auteur n'a pas songé à relier ce fait aux rapports d'éclairement de deux faces.

Au contraire, dans son travail sur l'*Anatomie des feuilles de Conifères* (4), M. Thomas indique nettement une relation entre

(1) *Recherches anatomiques et physiologiques*, p. 120.

(2) *Stomates des Graminées* (*Bull. de la Soc. bot. de Fr.*, t. XVIII, 1871, p. 231, en note), et aussi : *Histotaxie des feuilles de Graminées* (*Ann. des sc. nat.*, 6e série, t. I, 1875, p. 314).

(3) *Zur Morphologie der monokotylischen Knollen- und Zwiebelgewächse* (1850), p. 2.

(4) *Zur vergleichenden Anatomie der Coniferen-Laubblätter* (*Pringsh. Jahrb.*, vol. IV, 1865-1866).

l'éclairement et la structure de la feuille. Il fait remarquer que, dans le cas où le tissu en palissade ne se rencontre que sur une face de la feuille, c'est sur la face la plus éclairée qu'on le trouve, et que, quand il existe sur les deux faces, c'est sur la plus éclairée qu'il est le plus développé.

Les divers auteurs dont nous venons de rappeler les intéressantes remarques ne se proposaient pas comme but spécial de leurs recherches l'étude des relations qui existent entre la lumière et la structure des organes des plantes. Les suivants, au contraire, vont s'attacher à ce point, préciser et généraliser les faits précédents et en signaler de nouveaux.

Citons d'abord le travail de Frank (1) relatif à l'influence de la lumière sur la structure des rameaux de *Thuya occidentalis*. L'auteur fait voir que les conditions d'éclairement sont une des causes principales de la structure bilatérale de ces rameaux. Il s'y constitue en quelque sorte, comme dans une feuille, une face inférieure et une face supérieure; mais ces deux mots ici ont plutôt un sens physiologique qu'une signification morphologique. Si un rameau est horizontal, la région tournée vers la terre est moins éclairée, c'est elle qui prend les caractères d'une face inférieure, et l'opposée regardant le ciel acquiert ceux d'une face supérieure; mais, si le rameau a une position tout autre, verticale par exemple, et que, par suite des objets qui l'avoisinent, un des côtés soit dans l'ombre et l'autre en pleine lumière, le premier côté ressemble à une face inférieure de feuille, le second à une face supérieure, c'est-à-dire que celui-ci présente un parenchyme en palissade extrêmement net, et manque de stomates, que celui-là ne possède pas de palissades, mais est abondamment pourvu de stomates.

M. Stahl est un des naturalistes qui se sont le plus occupés d'étudier l'influence de la lumière sur la structure des feuilles, et la science lui est redevable de plusieurs résultats intéressants.

(1) *Ueber den Einfluss des Lichtes auf den bilateralen Bau der symmetrischen Zweige von Thuya occidentalis* (*Pringsh. Jahrb.*, vol. IX, p. 147).

Dans un travail publié en 1880 (1), il a montré que, dans les plantes vivant exclusivement à l'ombre, comme l'*Oxalis acetosella*, le mésophylle ne présente guère que du tissu lacuneux, tandis qu'au contraire les végétaux qui croissent surtout dans des endroits très éclairés, tel est, par exemple, le *Peucedanum Cervaria*, présentent un parenchyme en palissade extrêmement développé. Quant aux plantes qui peuvent vivre également dans des stations fort diversement éclairées, ce même tissu palissadique présente un développement beaucoup plus considérable dans les individus qui ont grandi au soleil que dans ceux qui ont poussé à l'ombre. Le Hêtre présente de telles différences d'une façon très marquée. M. Stahl conclut en disant que les cellules en palissade sont la forme adaptée à une forte intensité lumineuse et les cellules du parenchyme lacuneux à une faible intensité.

M. Stahl est revenu sur cette question dans d'autres mémoires (2). Il y confirme ses premiers résultats et étudie d'autres tissus. L'épiderme de plusieurs plantes (*Ficus stipulata*, *Tradescantia zebrina*, etc.) a ses cellules plus allongées perpendiculairement à la surface du limbe au soleil qu'à l'ombre; parfois même des cloisons apparaissent, de sorte que l'épiderme est alors formé de deux assises cellulaires. Chez diverses feuilles, il existe entre l'épiderme et le parenchyme chlorophyllien un tissu spécial qui sert à des fonctions diverses. Ce tissu éprouve de grandes variations suivant l'éclairement. Ainsi, dans l'*Ilex aquifolium*, on voit des cellules hypodermiques très riches en eau. Si la feuille a vécu en pleine lumière, ces cellules constituent une assise sous-épidermique ininterrompue; si, au contraire, elle s'est développée à l'ombre, c'est uniquement le long de la nervure médiane et des plus

(1) *Ueber den Einfluss der Lichtintensität auf Structur und Anordnung des Assimilationsparenchym* (*Bot. Ztg.*, XXXVIII, 1880, n° 51, p. 868).

(2) *Ueber den Einfluss der Beleuchtung auf das Wachsthum der Pflanzen* (*Sitzungsb. d. Jenaische Gesellch. f. Medic. und Naturwissensch.*, 1882). — *Ueber den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Blätter* (*Jenaisch. Zeitschr. f. naturwiss.*, XVI, Iéna, 1883, p. 162 et suiv.).

grosses nervures que l'on constate l'existence de ces cellules. Il en est à peu près de même pour l'hypoderme scléreux de l'*Abies pectinata*. Il se développe au soleil, au-dessous de l'épiderme supérieur, une assise presque ininterrompue de fibres hypodermiques, tandis qu'à l'ombre ces cellules existent à peine, et presque partout les cellules en palissade touchent immédiatement l'épiderme supérieur. M. Stahl indique encore qu'au soleil les espaces intercellulaires sont, relativement au volume total de la feuille, moindres qu'à l'ombre. On comprend immédiatement que ce résultat est dû, au moins en partie, au développement plus considérable du tissu en palissade.

M. Pick (1) s'est occupé aussi de la même question que M. Stahl. Il confirme ce qu'a dit son prédécesseur sur le tissu en palissade; de plus, il a joint à ses observations quelques expériences. C'est ainsi qu'ayant fortement éclairé la face inférieure d'un Colchique, c'est sur ce côté de la feuille qu'il a obtenu du parenchyme en palissade, tandis que le tissu de la face supérieure moins éclairée présentait assez marqué le caractère du parenchyme lacuneux. De plus, l'auteur a fait voir que diverses tiges assez pauvres en feuillage possèdent une écorce dont certaines assises cellulaires riches en chlorophylle jouent le rôle de tissu assimilateur et sont allongées dans le sens radial. Quand une des faces de semblables tiges est plus éclairée que la face opposée, c'est surtout sur cette face que s'accentue le caractère palissadiforme des cellules corticales. De plus, très souvent les cellules de ces tiges, au lieu d'être perpendiculaires à l'axe de la tige, sont obliques, relevées de manière à placer leur plus grande dimension dans le sens de la lumière incidente. M. Pick considère que la forme en palissade des cellules leur est actuellement acquise par hérédité, mais qu'un vif éclairement a pour résultat d'accentuer davantage ce caractère.

(1) *Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestalt und Orientirung der Zellen des Assimilationsgewebes* (*Bot. Centralblatt*, vol. XI, 1882, nos 37 et 38).

Du même avis sur cette question de l'influence de la lumière sur le parenchyme assimilateur, MM. Stahl et Pick sont en désaccord complet sur un point : le premier de ces savants prétend qu'au soleil les feuilles ont une épaisseur plus considérable qu'à l'ombre, mais une surface moindre; le second que toutes leurs dimensions sont plus grandes par un vif éclairement. Nous verrons plus loin laquelle des deux opinions nous sommes amenés à défendre.

M. Haberlandt, qui a publié un Mémoire très riche en faits sur l'appareil assimilateur des plantes (1), a eu l'occasion, dans le courant de son travail, de s'occuper de l'influence de la lumière sur ce tissu. Comme les naturalistes précédents, il constate bien qu'au soleil le tissu en palissade est plus développé qu'à l'ombre; malgré cela, il ne croit pas que la lumière influence la structure de ce tissu; elle influence seulement sa disposition, car c'est surtout à la périphérie des organes et dans les régions les plus éclairées qu'il existe.

Pour M. Haberlandt, les produits d'assimilation doivent être enlevés des cellules assimilatrices par le plus court chemin possible et la forme de cellules la plus propre à ce rapide transport est la forme allongée, de là les cellules en palissade, qui doivent être considérées comme la forme la plus parfaite du tissu assimilateur.

Nous renvoyons la discussion relative aux explications si différentes de MM. Stahl et Haberlandt au moment où nous aurons étudié nous-mêmes le parenchyme assimilateur.

La majorité des végétaux ont leurs feuilles horizontales et, par suite, inégalement éclairées sur leurs deux faces; mais, chez un certain nombre, les feuilles ont une position qui se rapproche plus ou moins de la verticalité, et leurs faces présentent alors entre elles, au point de vue de l'éclairement, une différence bien moindre que dans le cas habituel. Divers observateurs ont alors signalé que, dans ce cas, la structure

(1) *Vergleichende Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems* (*Pringsh. Jahrb.*, vol. XIII, 1881).

anatomique tend également à devenir la même des deux côtés de la feuille.

M. Magnus est le premier qui ait attiré l'attention sur les diverses orientations de feuilles de l'*Eucalyptus globulus* (1). Les premières feuilles de cette plante restent horizontales; les suivantes présentent leurs pétioles de plus en plus tordus et ont ainsi une position de plus en plus oblique; enfin il y a des feuilles complètement verticales.

Divers autres *Eucalyptus* possèdent la même propriété, et alors les jeunes feuilles restées horizontales sont généralement sessiles ou à court pétiole, tandis que les plus âgées, devenues verticales, sont longuement pétiolées. D'autres espèces d'*Eucalyptus* ne présentent qu'une seule sorte de feuilles qui sont horizontales chez les unes, verticales chez les autres.

Cette verticalité des feuilles existe chez un grand nombre d'autres plantes. M. Hentig (2) signale cette propriété chez diverses Myrtacées et quelques autres plantes appartenant à d'autres familles; M. Johow (3) l'indique dans des végétaux des Antilles appartenant aux familles les plus diverses : *Lauracées*, *Araliacées*, *Euphorbiacées*, *Scitaminées*, *Aroïdées*, *Malvacées*, etc.

Cette disposition verticale peut d'ailleurs être atteinte par des procédés bien variés : courbure du pétiole ou de la base du limbe vers le haut ou vers le bas, torsion du pétiole, etc.

M. Johow signale, en outre, qu'une même feuille peut prendre des positions différentes, suivant l'intensité de la lumière qui la frappe : à l'ombre, elle est étalée et plane, tandis qu'au soleil elle se ploie partiellement autour de sa nervure médiane, de façon à figurer une sorte de coin, ou bien, si elle est palmée, elle dispose ses folioles en cône. Les plus petites par-

(1) *Botanischer Verein der Provinz Brandenburg* (séance du 17 décembre 1875).

(2) *Ueber die Beziehungen zwischen der Stellung der Blätter zum Licht und ihrem inneren Bau* (*Bot. Centralbl.*, vol. XII, 1882, p. 415).

(3) *Ueber die Beziehungen einiger Eigenschaften der Laubblätter zu den Standortsverhältnissen* (*Jahrb. für wissensch. Bot.*, t. XV).

ties des feuilles peuvent s'orienter différemment, ce qui rend le limbe frisé et ridé.

M. Wiesner (1) a fait voir qu'une lumière trop intense est nuisible à la plante parce qu'elle exerce un effet destructeur sur la chlorophylle, et a montré qu'il existe certaines dispositions qui ont pour résultat de protéger la chlorophylle contre un trop vif éclairement. L'orientation verticale des feuilles doit, sans doute, être comptée parmi ces moyens protecteurs. C'est, en effet, surtout dans les régions tropicales, dans les stations très éclairées que se rencontrent les plantes dont les limbes sont verticaux et, par suite, reçoivent une moindre quantité de lumière.

Dans ces feuilles verticales, la différence d'éclairement entre les deux faces est moindre que pour les feuilles horizontales. Si la lumière a une influence sur la structure anatomique, il est vraisemblable que les deux faces d'une pareille feuille différeront moins entre elles que les deux faces d'une feuille horizontale. C'est, en effet, ce qui a été vérifié.

Pour le *Lactuca scariola*, dont les feuilles, d'après M. Stahl (2), non seulement sont verticales, mais se disposent dans le plan méridien et sont, par suite, également éclairées sur les deux faces, on trouve sur toutes deux du parenchyme en palissade.

Les jeunes feuilles horizontales de l'*Eucalyptus globulus* ne possèdent de cellules allongées perpendiculairement au limbe qu'à la face supérieure; les feuilles verticales en présentent aux deux faces.

M. Leclerc du Sablon a fait voir (3) que chez les espèces d'*Eucalyptus* qui ont deux sortes de feuilles (*E. globulus*, *pilularis*, *jugalis*, *gomphocephala*, etc.), la structure du mésophylle est symétrique quand les feuilles sont verticales,

(1) *Die natürlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls* (*Festschrift der zool. bot. Gesellsch. in Wien*, 1876).

(2) *Loc. cit.*

(3) *Sur la symétrie foliaire chez les* Eucalyptus *et quelques autres plantes* (*Bull. de la Soc. bot. de Fr.*, 1885).

et dissymétrique lorsqu'elles sont horizontales. Quant aux espèces qui n'ont qu'une seule sorte de feuilles, elles présentent un mésophylle symétrique ou non, suivant que ces feuilles sont verticales (*E. megocarpa, verticalis, radiata*), ou horizontales (*E. botryoides, robusta*). Pour les stomates, il a constaté qu'abondants surtout à la face inférieure dans les feuilles à orientation normale, ils sont répartis à peu près également sur les feuilles disposées verticalement.

M. Hentig (1) a signalé une symétrie analogue dans la structure d'un grand nombre de feuilles verticales.

M. Heinricher (2) a spécialement étudié les feuilles à structure isolatérale, c'est-à-dire à mésophylle symétrique, et il montre que cette structure est en relation avec l'orientation de ces feuilles, et aussi avec leur habitat. Car c'est principalement dans la flore de régions sèches et ensoleillées, la flore des pays méditerranéens, la flore des steppes, la flore des prairies de l'Amérique, que l'on rencontre de telles plantes.

Comme M. Haberlandt, cet auteur pense que ce qui commande la forme allongée des cellules en palissade, c'est la nécessité d'emmener le plus rapidement possible dans les organes propres de transport les produits d'assimilation. Néanmoins, il admet que, cette forme de cellules étant la plus avantageuse pour l'assimilation, existe surtout chez les plantes les plus élevées en organisation, les Dicotylédones, qu'elle s'y est fixée par hérédité, mais qu'elle s'y développe d'autant plus que les conditions d'éclairement sont plus favorables.

Il existe une autre catégorie de feuilles dont l'orientation diffère de l'orientation habituelle plus que celle des feuilles verticales. Ces feuilles, par suite d'une torsion de leur pétiole ou de leur limbe, se retournent complètement, de telle façon que leur face supérieure est tournée vers le sol, et leur face

(1) *Loc. cit.*

(2) *Ueber den isolateralen Blattbau*, etc. (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, vol. XV, 1884).

inférieure vers le ciel. Nous avons déjà eu l'occasion de citer l'*Allium ursinum* et plusieurs Graminées. Ajoutons-y les *Alstrœmeria*, l'*Eustrephus angustifolius* et quelques autres. Les conditions d'éclairement des faces de ces feuilles sont donc juste l'inverse de ce qu'elles sont habituellement. A ce changement correspond (1) une inversion dans la répartition des stomates et du tissu en palissade. C'est la face supérieure tournée vers le bas qui possède un appareil stomatique, et c'est la face inférieure tournée vers le haut qui porte du parenchyme en palissade.

Assurément la lumière n'est pas le seul agent qui puisse influer sur la structure des feuilles, mais la succession de faits que nous venons de passer en revue n'en démontre pas moins une relation nette entre cette structure et l'intensité de l'éclairement que reçoit une feuille.

En résumé, un assez grand nombre de faits relatifs à l'influence de la lumière sur la structure anatomique des feuilles ont déjà été signalés. C'est principalement sur le développement du parenchyme en palissade qu'ont porté les observations des divers savants qui se sont occupés de cette question. Que l'hérédité joue un certain rôle dans la formation de ce tissu, la chose est certaine, car des cotylédons encore renfermés dans la graine présentent un tel parenchyme nettement différencié. Mais il n'en reste pas moins démontré que dans une feuille exposée à la lumière directe, ce tissu présente un développement plus considérable que dans une feuille à l'ombre. Si toutes les autres conditions sont les mêmes de part et d'autre, c'est uniquement à la différence d'intensité lumineuse qu'il faut attribuer l'effet produit.

Mais, si les observations ont été nombreuses, les expériences l'ont été beaucoup moins. En général, les feuilles que l'on a comparées présentaient entre elles d'autres différences que

(1) Voy. Hentig (*loc. cit.*). — Voy. aussi L. Dufour, *Note sur les relations qui existent entre l'orientation des feuilles et leur structure anatomique* (*Bull. de la Soc. bot. de Fr.*, t. XXXIII, 1886).

des différences d'éclairement. Des lieux très éclairés sont ordinairement des endroits secs, les stations ombragées sont habituellement humides. Voilà donc une seconde différence qui s'ajoute à la première, et peut soit augmenter, soit diminuer son action, en tout cas exposer à des conclusions erronées.

Il est indispensable, pour pouvoir formuler une conclusion légitime, de ne pas se borner à de simples observations, mais de procéder par voie expérimentale. Nous allons donc d'abord comparer entre elles des plantes de même espèce qui auront vécu dans des conditions identiques, sauf une : l'intensité lumineuse. Si nous constatons certaines différences dans la taille, la structure, etc., nous serons en droit d'affirmer qu'elles sont dues aux quantités diverses de lumière reçues par les individus mis en expérience. Nous pourrons ensuite nous adresser à des plantes vivant dans la nature à des éclairements différents, maisqui, dans ce cas, présenteront le plus souvent entre elles, relativement aux conditions de milieu, des différences assez nombreuses. Néanmoins, si nous trouvons des résultats analogues aux précédents, nous pourrons les attribuer, en partie au moins, aux différences dans l'intensité lumineuse

PREMIÈRE PARTIE

MORPHOLOGIE EXTERNE

Les plantes sur lesquelles j'ai expérimenté ont toujours poussé non loin les unes des autres et dans un même sol. Pour certaines, j'ai opéré en pleine terre et à l'air libre ; et alors des sortes de boîtes parallélipipédiques m'ont servi à préserver de la lumière directe les échantillons que je voulais élever à l'ombre. Trois parois verticales, faisant face respectivement au sud, à l'est et à l'ouest, empêchaient la lumière solaire de les atteindre ; la paroi qui aurait fait face au nord manquait ; la partie supérieure était aussi librement ouverte pour permettre à la pluie de tomber aussi bien sur les plantes ainsi mises à l'ombre que sur celles restées au soleil. J'ai eu soin d'ailleurs, par des arrosages fréquents, de maintenir de part et d'autre un sol également humide. Pour d'autres plantes que j'ai élevées dans une salle du Muséum, une simple feuille de carton, partiellement enroulée, m'a suffi pour empêcher la lumière solaire directe d'atteindre un des deux groupes de plantes. L'arrosage était le même de part et d'autre. Les chapitres suivants vont indiquer quels résultats successifs j'ai obtenus.

CHAPITRE PREMIER

PORT ET DIMENSIONS DES PLANTES ENTIÈRES

1° *Boltonia glastifolia*. — J'ai planté dans un même carré de jardin plusieurs rhizomes de cette plante (22 avril 1886). Les parties aériennes qui en sont issues se sont développées les unes en pleine lumière, les autres à l'ombre. Au début, les divers individus avaient sensiblement la même taille. Pour

chacun, du rhizome partait une seule tige aérienne de 8 à 10 centimètres de hauteur et portant cinq à six feuilles. Mais des différences n'ont pas tardé à apparaître, et elles sont allées en augmentant.

J'ai mis fin à l'expérience le 13 octobre. Voici quelle est alors la taille des individus comparés :

Celui qui s'est développé en pleine lumière est formé de trois tiges principales. Deux, à peu près égales, ont une hauteur totale d'environ $2^{m},40$; la troisième, sortie de terre beaucoup plus tard que les deux autres, n'a que $1^{m},40$.

Cette dernière s'élève jusqu'à une hauteur de $0^{m},95$ sans se ramifier; cette longueur est formée de vingt-deux entre-nœuds, ce qui donne pour la longueur moyenne de ces entre-nœuds 43 millimètres. Elle porte ensuite huit branches assez longues. La première a 18 centimètres et présente un capitule; la longueur de la troisième, la plus grande, est de $0^{m},45$. Les ramifications qui suivent sont beaucoup plus courtes, de sorte que l'on aperçoit cinq capitules près du sommet de la tige. Cette tige a une circonférence de 26 millimètres à sa base et de 22 à la hauteur de la première branche. Elle est sortie de terre vers le milieu du mois de juin.

Quant aux deux autres tiges beaucoup plus grandes dont j'ai parlé, je n'ai pris de mesures que sur une seule, celle qui existait lors de la plantation. L'autre, sortie de terre peu après la précédente, n'en diffère pas beaucoup comme aspect ni dimensions.

Cette tige, que j'ai mesurée, commence à se ramifier dès la hauteur de $0^{m},80$; elle compte depuis le sol jusqu'à la première branche dix-sept entre-nœuds; la longueur moyenne de ces entre-nœuds est donc 46 millimètres. Le reste de la hauteur, $1^{m},60$, est formé par quarante entre-nœuds; ces derniers sont donc un peu plus courts que les précédents; leur longueur moyenne n'est que de 40 millimètres.

La première branche présente une longueur de $0^{m},17$ et porte un capitule. Les quatre suivantes sont plus longues et ne présentent encore chacune qu'un seul capitule ; mais la

sixième, dont la longueur est de 0m,50, possède des ramifications secondaires et porte neuf capitules. Les suivantes sont plus longues encore; leurs ramifications secondaires commencent plus près de la base et se ramifient elles-mêmes. Pour la seizième, par exemple, qui a 0m,90 de long, c'est dès son second entre-nœud qu'elle présente un rameau, et l'ensemble de toutes ces ramifications porte en tout près de cent capitules.

Les branches qui viennent ensuite sont moins longues et diminuent même de longueur à mesure qu'elles sont plus rapprochées du sommet de la tige; mais elles sont elles-mêmes très ramifiées et portent par suite un grand nombre de fleurs.

Cette tige a une circonférence de 75 millimètres à sa base, de 50 au niveau de sa première branche et de 40 à la hauteur de 1m,40.

La plante a commencé à fleurir vers le milieu du mois de septembre; elle était en pleine floraison quand elle a été arrachée.

Le rhizome porte en outre des pousses qui ne sont pas encore apparues à la lumière et présentent un petit nombre de feuilles courtes et blanches. A la partie inférieure de chacune de ces pousses s'est développé un paquet de racines.

Examinons maintenant ce qu'est la plante à l'ombre.

La tige unique qui existait au moment de la plantation, abstraction faite de quelques courtes pousses dont nous parlerons dans un instant, est restée unique. Elle a atteint la hauteur totale de 2 mètres seulement. De plus, les ramifications ne commencent que beaucoup plus haut que pour les tiges qui étaient au soleil. La première branche naît à la hauteur de 1m,40, après trente entre-nœuds, ce qui fait 47 millimètres en moyenne pour chaque entre-nœud; au-dessus il y en a vingt-deux formant 57 centimètres. En tout, par conséquent, à peu près le même nombre d'entre-nœuds que pour la grande tige décrite plus haut, mais les derniers sensiblement plus courts.

Les branches sont aussi bien plus courtes que pour la plante

développée en pleine lumière Et, de plus, ici s'est manifesté un fait intéressant. A l'air libre et en pleine lumière, on peut dire que la tige et ses branches sont de tous les côtés dans les mêmes conditions. Aussi les branches se ressemblent entre elles et vont d'abord en augmentant régulièrement de taille, et ensuite en diminuant jusqu'au sommet de la tige. Pour la plante qui s'est développée, protégée par la boîte que j'ai décrite plus haut, il n'en est pas de même. Le côté de la tige et les branches tournées vers le nord, du côté de la paroi supprimée, ont reçu plus de lumière que les branches tournées vers le fond de la boîte; aussi distingue-t-on nettement deux sortes de branches, de longueurs très différentes, les unes beaucoup plus grandes que les autres. La première grande branche a 19 centimètres de long, et la troisième, la plus grande, en a 27; pour les petites branches, la première n'a que 3 centimètres, et la plus longue d'entre elles 11 seulement.

On voit donc, d'après cela, que ce n'est pas seulement entre deux individus soumis à des conditions d'éclairement très diverses que se manifestent des différences; qu'il en existe même entre deux parties d'un même individu, lors même qu'entre les conditions dans lesquelles se développent respectivement ces parties il n'existe que des différences assez faibles. Dans le cas présent, les deux régions comparées étaient également privées de la lumière solaire directe; seulement l'une était à une ombre un peu plus épaisse que l'autre; cela seul a suffi pour que son développement fût notablement moindre.

La tige à sa base possède un contour de 29 millimètres, et à 1^m,40, au niveau de la première branche, de 17 millimètres.

Au sommet de cette tige il y a un capitule qui s'est épanoui le 3 octobre. Les huit dernières ramifications portent également chacune un seul capitule, mais non encore complètement développé au moment où l'expérience a pris fin. Le seul qui s'est épanoui est d'ailleurs moins gros que ceux de la plante exposée au soleil.

Comme on le voit d'après ces diverses données, il y a une grande différence entre ces deux individus plantés en même

temps et au même degré de développement. La tige unique de la plante à l'ombre se rapproche beaucoup plus de la plus petite des tiges de la plante au soleil que des plus grandes. Elle a une grosseur à peu près égale, une hauteur un peu plus grande, il est vrai, mais ses branches sont plus petites, et elle est beaucoup moins avancée qu'elle au point de vue de la floraison.

Nous pouvons dire, en résumé, qu'*au soleil les tiges sont plus grosses et plus hautes.*

Les ramifications sont plus nombreuses et les branches plus vigoureuses.

Les fleurs sont plus nombreuses aussi, et la floraison est plus hâtive.

Dans ma description, je n'ai pas parlé des feuilles.

J'ai étudié les dimensions et diverses autres particularités des feuilles sur deux autres pieds de *Boltonia glastifolia* plantés en même temps que ceux-ci mais arrachés beaucoup plus tôt, alors qu'ils n'étaient pas encore ramifiés et qu'ils possédaient une quinzaine d'entre-nœuds seulement. On verra plus loin les résultats obtenus. Les feuilles sont au soleil beaucoup plus grandes qu'à l'ombre. J'ai d'ailleurs observé le même fait sur les feuilles des tiges principales des individus que je viens de décrire, et les feuilles des branches sont aussi plus grandes chez la plante soumise à la lumière directe. Pour les feuilles les plus grandes que portaient les branches, j'ai trouvé $8^{cm},5$ d'une part et 6 de l'autre.

Cette supériorité dans la tige et les feuilles pour la plante qui vit au soleil, indique une assimilation plus considérable, fait qui retentit sur les parties souterraines elles-mêmes : de là, à la fin de l'expérience, un rhizome beaucoup plus vigoureux, portant beaucoup plus de racines et émettant beaucoup plus de pousses aériennes chez la plante qui a vécu en pleine lumière.

On peut dire en un mot que, sous tous les rapports, la plante au soleil est plus développée que la plante à l'ombre.

2° *Solidago canadensis.* — Cette plante m'a fourni égale-

ment des résultats analogues et non moins nets. Les rhizomes qui ont servi à l'expérience ont été plantés vers le milieu de janvier et les plantes arrachées à la fin d'août.

Au soleil, l'un des rhizomes avait donné deux tiges aériennes.

La plus grande atteignait une hauteur totale de $1^{m},25$ environ. Jusqu'à la hauteur de 80 centimètres qui étaient formés par quatre-vingt-quatre entre-nœuds, ce qui donne en moyenne 1 centimètre de longueur à chaque entre-nœud, la tige s'élevait sans se ramifier. C'est seulement à ce niveau qu'à l'aisselle des feuilles s'étaient formées sur une hauteur de 17 centimètres, de petites branches restées courtes, simples, et ne portant pas de fleurs.

Plus haut, les branches étaient plus longues, ramifiées elles-mêmes et portaient de la sorte un nombre considérable de capitules. Ces branches avaient une longueur qui variait de 15 à 40 centimètres, et certaines ramifications secondaires atteignaient la longueur de 17 centimètres.

La seconde tige aérienne, sortie de terre beaucoup plus tard que la première, n'a atteint que 57 centimètres et possédait dix-sept entre-nœuds. Elle ne s'est pas ramifiée et n'a produit aucune fleur.

A l'ombre le rhizome n'a produit qu'une seule tige aérienne. Sortie de terre à peu près en même temps que la première décrite plus haut, elle s'est constamment montrée moins vigoureuse, et la différence a été constamment en s'accentuant. Sa hauteur totale n'a été que de 57 centimètres, la même que celle de la seconde tige au soleil, mais le nombre des entre-nœuds était plus grand, il s'élevait à cent trois. Elle aussi est restée simple et sans fleur.

Quant à la grosseur des tiges, même la seconde qui a grandi à la lumière directe était plus grosse que celle qui est restée à l'ombre ; la première l'était bien davantage encore.

Pour les feuilles, j'ai mesuré la surface d'une seule sur chacun de ces pieds, je l'ai choisie de taille moyenne ; pour le grand pied au soleil j'ai trouvé 9 centimètres carrés ; 8,5 seule-

ment pour le petit pied; et pour l'individu à l'ombre 5,5. La différence, on le voit, est très grande. Comme pour le *Boltonia glastifolia* j'ai étudié plus en détail la taille des feuilles sur d'autres échantillons; les résultats trouvés sont consignés plus loin.

J'ajouterai que les parties souterraines, rhizome et racines, étaient plus vigoureuses pour la plante ensoleillée que pour celle restée à l'ombre.

Les résultats sont donc les mêmes que pour la plante précédente. Pour la floraison même, la différence ici est plus grande, puisque à l'ombre la plante n'a pas du tout fleuri.

Diverses autres plantes m'ont également fourni des différences du même ordre.

Chez l'*Hypericum perforatum*, j'ai obtenu à l'ombre des plantes à ramifications peu nombreuses, tandis qu'au soleil les individus se montraient abondamment ramifiés; il y a eu floraison dans les deux cas; mais, d'un côté, les fleurs se sont montrées plus hâtives et plus nombreuses que de l'autre côté.

Chez le *Tanacetum vulgare*, au soleil les tiges sont plus grosses et portent bien plus de feuilles; les ramifications de ces feuilles se présentent beaucoup plus serrées le long de la nervure principale, et elles sont plus grandes; ces feuilles ont une couleur vert foncé au soleil, tandis qu'à l'ombre la couleur est plus pâle. Enfin les plantes que j'ai élevées à l'ombre n'ont pu parvenir à fleurir, tandis qu'au soleil j'ai obtenu un très grand nombre de fleurs.

Ailleurs, la vigueur plus grande de la plante au soleil s'est manifestée d'une manière un peu différente. Par exemple, chez le *Fragaria vesca*, les stolons sont au soleil plus nombreux; l'enracinement de nouveaux pieds est plus fréquent, et comme en même temps les feuilles sont plus grandes, il arrive qu'au bout d'un certain temps un assez grand espace de terrain se trouve complètement recouvert, tandis qu'à l'ombre, les stolons étant plus rares, les feuilles plus petites, il subsiste de larges espaces vides entre les pieds qui prennent racine successivement.

Dans la nature on rencontre aussi des faits du même genre. Pour le *Teucrium Scorodonia* les exemplaires qui poussent le long d'un chemin découvert qui traverse un bois, possèdent des tiges plus grosses et plus vigoureuses que ceux qui croissent quelques mètres plus loin, dans le bois même, protégés contre une insolation directe par le feuillage des arbres, et l'on constate facilement vers le mois de juin que les premiers sont beaucoup plus avancés dans leur floraison que les seconds.

L'*Origanum vulgare* présente une vigueur et un aspect très différents selon l'éclairement auquel il est exposé.

En pleine lumière les tiges se font remarquer par une couleur rougeâtre, tandis qu'à l'ombre elles sont vertes ; elles sont au soleil plus grosses et surtout plus ramifiées, de sorte que les pédoncules floraux sont beaucoup plus nombreux.

Il n'y a guère à l'ombre sur chaque pied que quatre à cinq corymbes, tandis qu'au soleil il y en a de vingt à trente, et dans ce dernier cas chacun comprend plus de fleurs que dans le premier.

Au soleil les bractées ont une couleur pourpre foncé, il en est de même des dents du calice; ces mêmes organes à l'ombre restent verts : aussi au soleil chaque tête globuleuse présente une couleur rouge foncé sur laquelle tranche la couleur plus pâle des corolles, tandis qu'à l'ombre ce sont ces corolles seules qui sont colorées et, de plus, leur éclat est moins vif qu'au soleil. Ces individus, qui croissent à l'ombre, constituent la variété indiquée dans les Flores avec l'épithète de *pallescens*.

Le résultat général est donc celui-ci : *les phénomènes d'assimilation sont plus énergiques à la lumière solaire directe qu'à l'ombre, et ils se manifestent par un développement total de la plante plus grand : tiges plus grandes et plus grosses, feuilles plus grandes, fleurs nées plus tôt et plus nombreuses, rhizomes émettant un plus grand nombre de pousses, racines plus nombreuses.*

Dans ce qui suit nous allons étudier de plus près ce qui concerne les feuilles.

CHAPITRE II

DIMENSIONS DES FEUILLES

M. Stahl (1) indique comme un fait général qu'à l'ombre les feuilles ont une surface plus grande qu'au soleil. D'après lui les feuilles présenteraient une surface d'autant plus considérable que l'endroit où elles croissent est plus ombragé, jusqu'à une certaine limite à partir de laquelle, la quantité de lumière devenant insuffisante, le développement cesserait d'être normal, et alors commenceraient à se produire les phénomènes caractéristiques de l'étiolement.

Un fait qui paraît venir à l'appui de ces idées est que, chez diverses espèces de plantes, les individus qui poussent à l'ombre diffèrent parfois assez de ceux qui sont exposés à une plus vive lumière pour qu'on les en distingue facilement à première vue grâce à leurs feuilles plus grandes et qu'on en ait fait des variétés auxquelles on donne des noms tels que *umbrosa*, *obscura*.

Dans la Flore des environs de Paris de MM. Cosson et Germain de Saint-Pierre, on trouve, par exemple, les indications suivantes.

Helianthemum vulgare, var. *obscurum*. — Feuilles ordinairement plus grandes que dans le type.

Viola hirta. — Très commune, dans les prairies, les pelouses, les lisières et les clairières des bois. — s. v. *macrophylla*. — Feuilles prenant un très grand développement après la floraison et atteignant quelquefois 2 à 3 décimètres. Endroits ombragés, haies et buissons fourrés.

Fragaria vesca. — Très commun, clairières des bois, gazons des coteaux découverts. — var. *elatior*. — Feuilles très amples, à

(1) *Ueber den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Blätter* (*Jenaische Zeitschrift f. Naturwiss*, XVI. Iéna, 1883).

folioles largement dentées. Lieux ombragés, endroits herbeux des bois montueux.

Potentilla Tormentilla, v. *umbrosa*. — Plante beaucoup plus développée dans toutes ses parties. Lieux couverts des bois, buissons ombragés.

Cependant quelques faits paraissent ne pouvoir s'accorder avec l'opinion de M. Stahl.

C'est ainsi que depuis longtemps Grisebach (1) a mentionné ce fait que les mêmes espèces d'arbres possèdent en Norwège des feuilles plus grandes que dans l'Europe centrale. MM. Bonnier et Flahault (2) ont fait la même constatation et, d'après eux, cette augmentation de surface des feuilles est due à une plus grande quantité de lumière reçue par les plantes septentrionales, grâce à la longue durée des jours d'été aux latitudes élevées.

M. Stahl reconnaît d'ailleurs lui-même que des causes autres que l'intensité lumineuse peuvent intervenir pour modifier la surface des feuilles. Et en effet ne peut-on pas dire qu'en général une station ensoleillée est en même temps une station sèche, parfois même aride, et qu'une station à l'ombre se trouve plus ou moins humide ? Une colline exposée au soleil et un endroit ombragé d'un bois diffèrent sous d'autres rapports que par la quantité de lumière qu'elles reçoivent, et c'est peut-être à ces causes qu'est due l'augmentation de surface des feuilles. L'humidité du sol est peut-être une cause importante qui produit chez les plantes de lieux ombragés des feuilles à plus grande surface.

Et en effet, MM. Cosson et Germain de Saint-Pierre signalent dans leur Flore un grand nombre de plantes dont les échantillons poussant dans des lieux plus arides que la plante type, se distinguent toujours par une moindre taille. Je citerai, par exemple, *Trifolium pratense*, *Potentilla anserina*, *Scabiosa columbaria*, *Bellis perennis*.

(1) *La Végétation du globe* (voy. t. I, p. 155, traduction française de Tchihatchef).

(2) *Annales des sciences naturelles*, 6e série, t. VII, 1877, et t. IX, 1879.

De plus, divers auteurs qui se sont occupés de la structure anatomique de plantes vivant dans des lieux très secs, ont fait connaître des faits du même genre. MM. Volkens(1), Tschirch(2) ont signalé chez ces plantes une foule de dispositions ayant pour résultat de diminuer la transpiration et de ménager à la plante l'eau qu'elle n'a jamais, à cause de son habitat, qu'en minime quantité. L'une de ces dispositions est la diminution des surfaces transpiratoires, par la réduction des limbes.

M. Duchartre (3) a montré enfin que dans des conditions extrêmes de sécheresse les feuilles restaient très petites. Des tubercules de *Dioscorea Batatas* ont été placés sur une dalle de pierre et n'ont pas reçu une goutte d'eau ; ils ont donné des pousses longues de $0^{m},50$ et plus. Ils possédaient alors des entre-nœuds très allongés, et des feuilles très réduites : « la plus grande ne dépassait pas $0^{m},012$, le limbe faisant un peu plus la moitié de cette longueur totale. » Ces caractères paraissent être ceux de plantes étiolées. Mais M. Duchartre fait remarquer avec raison que ce qui caractérise surtout l'étiolement, c'est que les parois des éléments anatomiques n'atteignent pas leur épaisseur ni leur fermeté normales. Or, dans son expérience les parties parenchymateuses étaient très réduites, mais tous les éléments de consolidation, fibres, parois de vaisseaux, étaient normalement développés. Les feuilles, d'ailleurs, n'étaient pas incolores, mais brunâtres ou vertes. On ne peut donc ici parler d'étiolement et la seule conclusion à tirer, c'est que la privation d'eau a pour résultat la diminution de surface des feuilles.

Ceci permet de comprendre comment il peut arriver que des feuilles qui ont grandi au soleil sont plus petites que d'autres situées à l'ombre. Ces résultats peuvent être dus, non à la dif-

(1) *Beziehungen zwischen Standort und anatomischen Bau der Vegetationsorgane* (*Jahrb. d. K. bot. Gartens zu Berlin*, vol. II, p. 146, 1884).

(2) *Ueber einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort mit specieller Berücksichtigung des Spaltöffnungsapparats* (*Linnæa*, vol. XLIII, p. 159-252. Halle, 1881).

(3) *Influence de la sécheresse sur la végétation et la structure de l'igname de Chine* (*Bull. Soc. bot. de Fr.*, 2e série, t. VII, 1885).

férence de l'éclairement, mais à la différence d'humidité du sol.

D'ailleurs on constate parfois aussi des feuilles plus grandes au soleil. J'ai recueilli des pieds de *Glechoma hederacea* qui avaient poussé les uns sur le bord d'une route, les autres dans un bois. Ces derniers ne présentaient aucun caractère de l'étiolement, et cependant avaient des feuilles plus petites que les premiers. Le *Syringa vulgaris* et divers autres arbres m'ont présenté le même fait.

Il est donc indispensable, pour élucider la question de l'influence de la lumière sur les dimensions des feuilles, d'avoir recours à l'expérience; de faire pousser deux lots de plantes, l'un au soleil, l'autre à l'ombre, en maintenant semblables les autres conditions de végétation.

Une fois que j'ai eu constaté le sens dans lequel agissait une lumière vive, j'ai voulu me rendre compte de l'influence de l'humidité du sol. J'ai fait pousser des plantes les unes dans un sol que j'arrosais très peu, les autres dans un sol que je rendais très humide. Ces deux groupes de plantes étaient d'ailleurs à tous les autres points de vue, lumière, chaleur, etc., dans des conditions identiques.

1° *Circæa lutetiana*. — Au printemps de 1885, j'ai planté l'un près de l'autre, deux rhizomes qui avaient déjà émis chacun une tige aérienne portant six feuilles. L'un des exemplaires fut recouvert d'une cloche de verre laissée transparente, l'autre d'une cloche enduite d'une couche de craie délayée dans de l'eau.

Les deux plantes continuèrent à pousser, et c'est sur les feuilles qui se développèrent depuis le commencement de l'expérience qu'ont porté mes comparaisons. J'ai étudié quatre feuilles successives. Le tableau suivant indique quelles surfaces avaient acquises ces feuilles (voy. pl. XIV, fig. A).

	Soleil.	Ombre.	Différence.	Rapport.
1.....	352mmq	»	»	»
2.....	1100	744mmq	356mmq	1,48
3.....	1511	1075	436	1,41
4.....	2379	1638	741	1,45

On voit d'après ces nombres que les feuilles ont atteint une *surface plus grande au soleil qu'à l'ombre*, et, comme il était dès lors naturel de le penser, que les différences entre deux feuilles correspondantes sont d'autant plus considérables que les feuilles sont à un stade plus avancé de leur développement. Le rapport des surfaces est compris entre 1,4 et 1,5. Ce résultat est l'inverse de celui signalé par M. Stahl.

2° *Faba vulgaris*. — Dans une communication à la Société Botanique de France (1) j'ai indiqué quelques résultats que m'avait fournis l'étude du *Faba vulgaris*. Je désire ici rappeler ce qui a rapport à la surface des feuilles. On trouvera plus loin ce qui concerne les stomates et les dimensions des cellules.

Chez cette plante les deux premiers entre-nœuds épicotylés ne portent pas de véritables feuilles. Ils ne présentent que deux stipules soudées entre eux, et au milieu desquelles une petite dent indique seule l'existence d'une feuille. Ce n'est qu'au troisième entre-nœud qu'entre les stipules apparaît un pétiole surmonté d'un limbe composé.

J'ai commencé par comparer les surfaces des feuilles successives, et je suis arrivé aux chiffres suivants (voy. pl. 14, fig. B):

	Soleil.	Ombre.	Différence.	Rapport.
1.	287mmq	262mmq	25mmq	1,7
2.....	362	281	81	1,3
3.....	412	294	118	1,4
4.....	325	212	113	1,5
5.....	187	37	150	5,0
6.....	56	12	44	4,7

Ces feuilles peuvent être divisées en deux groupes. Les trois premières sont adultes; on voit que ces feuilles ont une surface qui va en croissant; à mesure qu'elles ont grandi, les deux plantes ont donc produit des feuilles de plus en plus grandes. Dès la première il y a une légère différence de surface à l'avantage de la plante au soleil; cette différence augmente pour les

(1) *Bull. de la Soc. bot. de Fr.*, t. XXXII, séance du 11 décembre 1885, et t. XXXII, séance du 12 février 1886.

deux feuilles suivantes. Les différences dans les conditions d'éclairement ayant agi sur les deux plantes comparées pendant plus longtemps lorsque ces feuilles ont atteint successivement leur taille définitive, on conçoit que les différences de taille aient été en augmentant.

Les trois autres feuilles sont en voie de développement, leurs surfaces décroissent donc rapidement à mesure que l'on s'avance vers la plus jeune. Malgré cela, on voit que les différences de taille entre les feuilles à l'ombre et au soleil sont très grandes, sauf pour la dernière, qui est encore très jeune et fort petite.

Les deux plantes qui m'ont fourni les résultats précédents ont poussé à une température d'environ 20 degrés pendant une partie des mois de décembre et de janvier, c'est-à-dire au moment où les jours sont les plus courts, où le soleil se montre peu et où, par conséquent, la différence dans l'éclairement ne peut être très considérable. Il serait donc peut-être plus exact, bien qu'un des exemplaires fût éclairé par la lumière solaire directe dès que le soleil pouvait luire, de dire qu'un des individus était à une lumière diffuse assez forte et l'autre à une lumière diffuse plus faible.

J'ai renouvelé l'expérience pendant les mois de février et de mars, époque à laquelle le soleil brille déjà plus fréquemment et les jours sont plus longs. Quatre feuilles successives m'ont fourni les surfaces suivantes, exprimées en millimètres carrés :

	Soleil.	Ombre.	Différence.	Rapport.
1.....	548^{mmq}	331^{mmq}	217^{mmq}	1,6
2.....	714	205	509	3,5
3.....	769	297	472	2,5
4.....	866	296	570	2,9

Nous voyons qu'ici encore, au soleil, la taille des feuilles a été en augmentant à chaque entre-nœud ; à l'ombre, le phénomène ne s'est pas produit d'une façon aussi régulière : la deuxième feuille est notablement plus petite que la première, et les deux suivantes, quoique plus grandes que la deuxième, sont cependant, elles aussi, inférieures en taille à la première.

De là les irrégularités que l'on constate aussi dans la colonne des différences. Malgré cela, il n'en subsiste pas moins le fait déjà énoncé, qu'au soleil les feuilles atteignent une taille plus considérable qu'à l'ombre.

Si maintenant nous comparons les chiffres fournis par cette expérience avec ceux que donnait la précédente, nous pouvons faire une remarque intéressante.

La surface moyenne des trois feuilles adultes, situées à l'ombre dans la première expérience, est à peu près la même que celle des quatre feuilles de la deuxième expérience. Au contraire, pour les feuilles au soleil dans le second cas, les surfaces sont beaucoup plus grandes que dans le premier. Ce fait tient vraisemblablement, au moins en partie, à ce que les feuilles qui étaient protégées contre la lumière directe ont grandi à des intensités lumineuses, qui n'ont pas dû différer beaucoup entre elles, tandis que celles qui étaient à la lumière directe se sont trouvées beaucoup plus éclairées pendant les mois de février et de mars que pendant décembre et janvier.

3° *Helianthus lætiflorus*. — Deux pieds d'*Helianthus lætiflorus*, qui avaient poussé dans un endroit exposé au soleil, étaient déjà parvenus à un certain degré de développement, quand je les ai transplantés tous deux, en mettant l'un à l'ombre et laissant l'autre au soleil. A ce moment les feuilles des deux premières paires de chaque individu s'étaient flétries, et la troisième avait atteint l'état adulte. Celles qui venaient ensuite étaient encore en voie de croissance. C'est le plus vigoureux que j'ai choisi pour le mettre à l'ombre. Je le désigne par *a*, et l'autre par *b*. Les feuilles inférieures de *a* étaient plus grandes que les feuilles correspondantes de *b* (pl. 14, fig. C et C').

La paire de feuilles qui suivait immédiatement celle dont je viens de parler n'atteignit, chez l'un comme chez l'autre pied, qu'une taille inférieure à la précédente. La transplantation avait mis les deux individus dans des conditions désavantageuses, au moins momentanément.

Puis, celui qui était au soleil, *b*, acquit successivement des feuilles de plus en plus grandes, tandis que celles de *a* restèrent assez petites et le devinrent même de plus en plus. On ne peut cependant ici, en aucune façon, parler d'étiolement, car la chlorophylle se développa normalement. Par suite, la différence de surface qui, au moment où les deux individus furent placés dans des conditions lumineuses différentes, était à l'avantage de *a*, diminua, devint nulle, fut ensuite à l'avantage de *b* et s'accrut dans ce sens.

Six semaines après le commencement de l'expérience, les trois premières paires de feuilles avaient les dimensions suivantes :

	Longueur.			Largeur.			Surface.			
	a.	*b.*	Rapp. $\frac{b}{a}$.	*a.*	*b.*	Rapp. $\frac{b}{a}$.	*a.*	*b.*	Rapp. $\frac{b}{a}$.	
1....	115mm	98mm,5	0,86	28mm	22mm,5	0,8	14cmq	9cmq,9	0,7	
2....	78	79	1	16	16 5	1,5	5 2	5 8	1,1	
3....	73	76	1	20	19 5	1	6 1	6 5	1,07	

On voit que si, au début de l'expérience, la première feuille de *a* avait une surface supérieure à celle de *b*, elle a conservé son avantage, ces feuilles étant alors adultes, mais que, pour les suivantes qui se trouvaient en voie de croissance, celles de *b*, soumises à un plus vif éclairement, sont devenues plus grandes que celle de *a*.

J'ai laissé l'expérience continuer encore quelque temps, puis j'ai arraché les deux pieds et mesuré les dimensions des feuilles successives. Le tableau suivant indique le résultat obtenu :

	Longueur.			Largeur.		
	a.	*b.*	Rapp. $\frac{b}{a}$.	*a.*	*b.*	Rapp. $\frac{b}{a}$.
4.....	66mm	86mm	1,3	18mm	24mm	1,3
5.....	40	92	2,3	11	25	2,4
6.....	34	102	3	9	25	2,8
7.....	34	113	3,3	8	25	3,1
8.....	47	121	2,6	11	31mm,5	2,9
9.....	58	140	2,4	14	38	2,7
10.....	39	127	3,3	6	35	5,8
11.....	»	70	»	»	16	»

Ces chiffres nous montrent jusqu'à quel point la plante exposée au soleil peut acquérir des feuilles plus grandes que celle qui a vécu à l'ombre. Les deux dernières feuilles de l'individu placé à l'ombre ont une plus grande surface que les précédentes. Une feuille de carton l'a toujours empêché de recevoir la lumière directe; mais à mesure que sa tige s'élevait, il recevait une quantité de lumière diffuse plus considérable; à un certain moment cette lumière aura été assez intense pour lui permettre de développer de plus grandes feuilles.

J'ajouterai qu'au soleil il s'est formé un entre-nœud de plus qu'à l'ombre.

L'expérience dont je viens de parler ne nous indique pas ce qui se passe quand les plantes sont, dès le début, placées respectivement à la lumière directe et à la lumière diffuse. Pour me renseigner sur ce point, j'ai planté, l'un près de l'autre, deux rhizomes d'*Helianthus lætiflorus*, en arrosant fréquemment de manière à maintenir le sol assez humide, et également pour tous deux. Mais le soleil éclairait directement l'un d'eux, tandis que je l'empêchais d'éclairer l'autre.

Un mois après que les tiges furent sorties de terre, il y avait des différences frappantes entre les deux individus. Chacun portait cinq paires de feuilles, les dernières toutefois n'étaient pas adultes. Étudions d'abord la plante qui a grandi à l'ombre.

Sa première feuille ne possède pas limbe et pétiole; elle se réduit à une nervure un peu aplatie en ruban; située au bas de la tige au-dessus du sol, elle n'est pas blanchâtre comme une feuille souterraine; elle n'est pas non plus verte comme une feuille aérienne ordinaire, elle est rouge brun. Un peu élargie à son extrémité, elle présente une longueur totale de 26 millimètres.

La deuxième est déjà plus longue, 52 millimètres; elle aussi n'est, en quelque sorte, qu'un ruban étroit; cependant, à son extrémité elle est, relativement à sa base, plus élargie que la première.

La troisième est plus longue encore, 85 millimètres. Elle présente une partie limbaire très nette, munie de dents et

s'atténuant progressivement en un long pétiole. On peut fixer approximativement l'endroit où commence le limbe; la longueur du pétiole est de 55 millimètres, et 30 celle du limbe; ce dernier a une largeur de 10 millimètres.

La quatrième feuille est moins longue que la précédente, elle n'a pas encore atteint tout son développement. Son limbe est, relativement au pétiole, plus grand que pour les feuilles précédentes; ses dimensions sont :

Longueur totale..	53 millimètres.	Pétiole.....	22 millimètres.
Largeur du limbe.	10 —	Limbe.....	31 —

Enfin, la cinquième feuille, très jeune, n'a plus qu'un très court pétiole, son limbe est relativement grand et muni de dents nombreuses :

Longueur totale..	28 millimètres.	Pétiole.....	8 millimètres.
Largeur du limbe..	7 —	Limbe.....	20 —

On peut dire, pour résumer ces faits, que les feuilles successives sont de plus en plus différenciées en deux parties, limbe et pétiole, et que si l'on considère des feuilles en voie de développement, le limbe comparé au pétiole est d'autant plus grand que la feuille est plus jeune. C'est la partie principale, spécialement assimilatrice, qui se développe d'abord; l'organe secondaire, plus particulièrement conducteur, n'acquiert que plus tard sa taille définitive.

Étudions maintenant la plante qui a grandi au soleil.

La première feuille, ici encore, se réduit à une lame étroite, légèrement élargie à son extrémité. Cependant elle est déjà plus longue que la feuille correspondante de l'individu précédent; elle a 36 millimètres, et elle ressemble davantage, quoique plus petite, à la deuxième feuille de l'autre plante.

La deuxième feuille est tout de suite très grande et a un limbe très développé; elle a pour dimensions :

Longueur totale..	95 millimètres.	Pétiole.....	37 millimètres.
Largeur du limbe.	23 —	Limbe.....	58 —

La troisième feuille a une taille moindre que la seconde; elle est cependant plus grande que la feuille correspondante de l'autre individu; ses dimensions sont les suivantes :

Longueur totale..	88 millimètres.	Pétiole.....	48 millimètre
		Limbe.....	40 —
Largeur du limbe.	15 —		

La quatrième feuille, jeune encore, a un court pétiole :

Longueur totale..	81 millimètres.	Pétiole.....	31 millimètres.
		Limbe.....	47 —
Largeur du limbe.	17 —		

Enfin, la cinquième présente comme dimensions :

Longueur totale..	35 millimètres.	Pétiole.....	9 millimètres.
		Limbe.....	26 —
Largeur du limbe.	8 —		

On voit, d'après ces chiffres, que, comme pour l'individu précédent, le pétiole des jeunes feuilles est d'autant moins développé, par rapport au limbe, que la feuille est moins âgée.

Si maintenant nous comparons les feuilles successives des deux plantes qui ont grandi à des éclairements différents, l'étendue de leur surface permet de dresser le tableau suivant.

HELIANTHUS LÆTIFLORUS

	Soleil.	Ombre.	Rapport $\frac{\text{Soleil.}}{\text{Ombre.}}$
	—	—	—
1.....	70mmq	29mmq	2,4
2.....	883	65	13,6
3.....	360	221	1,5
4.....	568	225	2,5
5.....	168	95	1,7

Les surfaces sont plus grandes au soleil qu'à l'ombre. C'est le même résultat que pour les deux autres *Helianthus* étudiés plus haut.

4° *Solidago canadensis.* — Le 16 janvier 1886, j'ai planté, l'un près de l'autre, deux rhizomes de *Solidago canadensis;*

la tige aérienne provenant de l'un d'eux s'est développée à la lumière solaire; celle provenant de l'autre en a été garantie. J'ai mis fin à l'expérience le 26 avril. La première avait une hauteur double de l'autre, possédait un bien plus grand nombre d'entre-nœuds, et ses feuilles avaient une surface plus considérables. Voici le résultat fourni par la comparaison des dix-sept premières feuilles des deux échantillons. Les surfaces sont exprimées en millimètres carrés (pl. 14, fig. D).

SOLIDAGO CANADENSIS

	Soleil.	Ombre.	Rapport $\frac{\text{Soleil.}}{\text{Ombre.}}$
1.....	430^{mmq}	335^{mmq}	1,3
2.....	258	320	0,8
3.....	484	334	1,4
4.....	294	323	0,9
5.....	439	240	1,8
6.....	474	116	4,1
7.....	260	196	1,3
8.....	535	111	4,8
9.....	237	134	1,8
10.....	334	83	4,0
11.....	459	66	6,9
12.....	268	78	3,4
13.....	598	166	3,6
14.....	409	150	2,7
15.....	347	169	2,0
16.....	530	202	2,6
17.....	271	197	1,4

Ce qui frappe à la première inspection de ce tableau, c'est l'extrême variabilité de la surface des feuilles; il y a de ces variations pour les deux échantillons, et l'on peut dire que, d'une façon générale, les différences de surface entre les deux feuilles successives sont plus petites à l'ombre. Je ne puis préciser la cause de ces variations, mais ne peuvent-elles pas être dues à ce qu'une feuille vivant à l'air libre est exposée, suivant l'état de pureté du ciel, à des variations d'intensité lumineuse beaucoup plus grandes qu'une feuille qu'on maintient toujours à l'ombre?

Quoi qu'il en soit de ce fait, remarquons qu'entre les pre-

mières feuilles des deux plantes, les différences de surface sont assez faibles, deux de ces différences de surface sont même à l'avantage des feuilles à l'ombre, tandis que pour les autres feuilles qui se sont développées quand la différence d'éclairement a duré plus longtemps, les surfaces des feuilles au soleil sont beaucoup plus grandes dans leur ensemble que les surfaces des feuilles à l'ombre. Pour certaines, à cause des variations signalées plus haut, la différence est assez petite, mais pour d'autres au contraire, elle est très grande. Les feuilles 6, 8, 10, 11, 12, 13, 16 sont particulièrement remarquables sous ce rapport.

Pour se faire une idée du résultat total produit pour ces dix-sept premières feuilles, il suffit de comparer les surfaces totales de ces deux ensembles de feuilles; on trouve au soleil 69^{cmq},23 et à l'ombre, 32^{cmq},20, c'est-à-dire qu'au soleil il s'est produit une surface de feuille plus que double de celle qui s'est produite à l'ombre.

5° *Boltonia glastifolia.* — Le 22 avril 1886, j'ai planté dans le même terrain des rhizomes de *Boltonia glastifolia* qui avait déjà émis une tige aérienne portant cinq à six feuilles. De ces tiges, les unes furent placées en pleine lumière, tandis que les autres étaient à l'abri des rayons solaires.

A la fin de mai, j'ai arraché deux pieds; l'un, qui avait grandi au soleil, avait une tige un peu moins haute que l'autre développé à l'ombre, mais notablement plus grosse, plus vigoureuse. Le tableau suivant indique quelles étaient les dimensions des feuilles successives (pl. 14, fig. E).

BOLTONIA GLASTIFOLIA

	Soleil.	Ombre.	Rapport.
1.....	15^{cmq},5	»	»
2.....	14 ,5	18^{cmq}	0,8
3.....	14 ,5	21	0,7
4.....	»	»	»
5.....	22	»	»
6.....	36 ,5	»	»

	Soleil.	Ombre.	Rapport.
7.....	40^{cmq}	23^{cmq},5	1,7
8.....	47	29 ,5	1,6
9.....	53 ,5	28	1,9
10.....	44 ,5	29	1,5
11.....	39	28 ,5	1,4
12.....	38 ,5	26 ,5	1,4
13.....	37	24 ,5	1,5
14.....	36 ,5	18	2
15.....	34	11 ,5	3

Les feuilles suivantes situées à l'extrémité de la tige sont beaucoup plus petites. La seizième au soleil est encore plus grande que la quinzième à l'ombre.

On voit qu'ici les différences sont parfois considérables. Le rapport des surfaces pour beaucoup de feuilles dépasse 1 1/2 et pour plusieurs atteint 2. C'est au soleil qu'elles sont le plus grandes.

6° *Lupinus albus.* — Dans des pots contenant une même terre j'ai semé des Lupins et exposé l'un des lots au soleil, l'autre à l'ombre. J'ai récolté les plantules vingt-huit jours après l'ensemencement. La plupart d'entre elles ne possèdent qu'un entre-nœud épicotylé terminé par une paire de feuilles composées; quelques-unes d'entre elles cependant avaient développé deux entre-nœuds et elles se rencontraient en plus grand nombre dans le lot exposé au soleil. J'ai mesuré la longueur des diverses folioles de chaque feuille. Il y a généralement 5 folioles par feuille; comme les feuilles sont opposées, il y a deux séries de nombres, tant au soleil qu'à l'ombre. Les moyennes sont les suivantes :

LUPINUS ALBUS

	Longueur des pétioles.	Longueur des folioles.				
		Foliole extrême.		Foliole médiane.		Foliole extrême.
Au soleil.	55^{mm}	15^{mm},2	17,3	18,7	17,5	15,4
	49 ,5	15 ,1	17,6	18,4	17,6	15,4
A l'ombre.	54 ,5	14 ,5	15,7	16,6	15,6	13,8
	47 ,5	13 ,7	14,8	15,7	14,8	13,3

Pour la largeur, je n'ai mesuré que la foliole médiane. J'ai trouvé comme moyenne

Au soleil. { 11mm,5 / 9 ,4 } A l'ombre. { 10mm,2 / 9 ,4 }

On voit qu'au soleil *pétioles et limbes acquièrent des dimensions un peu plus considérables.*

7° *Marsilia elata.* — Une plante qui a vécu dans des conditions bien différentes de toutes les plantes précédentes m'a fourni le même résultat.

J'ai partagé une touffe de *Marsilia elata* en deux parties, et les ai mises chacune dans un verre qui contenait de l'eau. L'une fut placée en un endroit où elle recevait autant de lumière diffuse que possible et la lumière solaire directe quand le soleil brillait. L'autre fut mise dans un endroit assez sombre, complètement à l'abri des rayons solaires.

Les deux touffes développèrent de nouvelles feuilles, et entre les deux groupes se manifestèrent bientôt d'assez grandes différences.

Chaque foliole de *Marsilia elata* présente à peu près la forme d'un secteur de cercle. Les dimensions furent les suivantes :

	Soleil.	Ombre.
	—	—
Pétiole.....	91mm,5	71mm
Rayon du secteur....	10 ,5	6 ,5
Corde du secteur.....	10 ,0	5 ,0

Même résultat que celui déjà signalé : *les feuilles sont au soleil plus grandes qu'à l'ombre.*

Les diverses expériences que nous venons de signaler conduisent donc toutes à la même conclusion, que, toutes choses égales d'ailleurs :

Les feuilles acquièrent au soleil une plus grande surface qu'à l'ombre.

Une vive lumière a pour résultat d'augmenter la surface

des limbes. Son action, nous l'avons vue se manifester dans des circonstances assez variées. Dans des germinations de Fève (voy. p. 336) cette action se manifeste déjà très appréciable dès la première feuille, et elle augmente pour les feuilles suivantes à mesure que la différence d'éclairement agit pendant un temps plus long. Dans le *Boltonia glastifolia* (voy. p. 344) les individus ont été placés à des éclairements différents alors qu'ils possédaient déjà quelques feuilles, et il s'est trouvé que c'est chez l'individu mis à l'ombre que ces premières feuilles avaient un limbe plus grand. Les feuilles qui se sont développées ultérieurement ont, au contraire, présenté une plus grande surface dans celui qui croissait au soleil. Pour l'*Helianthus lætiflorus* (voy. p. 338) deux exemplaires s'étaient développés l'un près de l'autre, tous deux dans les mêmes conditions, exposés à la lumière directe et naturellement ils n'étaient pas identiques : l'un possédait des feuilles un peu plus grandes que l'autre ; c'est précisément celui-là qui a été choisi pour être mis à l'ombre. Bientôt il a poussé de nouvelles feuilles, et la différence de la taille s'est produite dans le sens inverse de celui qui existait au commencement de l'expérience. Dans le *Boltonia*, c'est déjà la septième feuille qui est plus grande au soleil, alors qu'au commencement de l'expérience il y en avait cinq ou six sur chaque pied ; dans l'*Helianthus*, celle qui est désignée par le n° 1 (voy. p. 339), adulte quand fut opérée la transplantation des deux individus, est plus grande à l'ombre ; mais les deux suivantes, en voie de croissance à ce même moment, ont acquis des tailles sensiblement égales, et dès la quatrième la différence existe en faveur de celle qui est au soleil, et elle va en s'accentuant dans les suivantes.

Si nous rappelons maintenant que divers chiffres mentionnés plus haut nous montrent que le rapport des surfaces de deux feuilles comparables est parfois égal à deux, et même plus grand, nous pouvons conclure que l'action d'un vif éclairement est à la fois très hâtive et très intense, que les feuilles sont des organes extrêmement sensibles à l'action de la

lumière, que leur surface est susceptible de présenter de grandes variations suivant l'intensité de la lumière qui les frappe, et que, par suite, dans tout travail où l'on étudierait l'influence d'une autre cause de variation sur la surface des feuilles, l'égalité dans l'éclairement serait une des plus importantes conditions à réaliser.

Nous avons dit plus haut que M. Stahl a trouvé les résultats inverses de ceux que nous venons d'exposer. Nous avons fait la remarque que, n'ayant pas employé l'expérimentation, s'étant borné à étudier des plantes qui vivaient dans la nature à des intensités lumineuses diverses, ce savant a vraisemblablement comparé des individus entre lesquels il existait d'autres différences que celle relative à l'éclairement. Puis, faisant remarquer qu'une station éclairée est fort souvent une station sèche, qu'au contraire une station ombragée est en même temps humide, nous avons pensé que la différence dans l'humidité du sol devait avoir une grande influence sur la surface des feuilles, influence qui s'exercerait en sens inverse de l'influence de la lumière et serait capable parfois de masquer complètement cette dernière action.

Bien que ce travail n'ait pas pour but d'étudier l'influence de l'humidité du sol, nous avons voulu faire une expérience pour voir dans quel sens agissait cette cause de variation. Nous avons fait pousser des Fèves dans un même carré de terre, en ayant soin d'arroser très peu les unes, et les autres très abondamment. Toutes les autres conditions étaient les mêmes de part et d'autre.

Au bout de deux mois environ, nous avons mesuré la surface des feuilles successives, et voici, exprimés en centimètres carrés, quels résultats nous avons obtenus pour deux exemplaires de chaque catégorie (pl. 14, fig. F) (1).

(1) Les feuilles dont la surface n'a pas été indiquée ont été mutilées par un orage, de sorte qu'il a été impossible de déterminer exactement leurs dimensions.

FABA VULGARIS

	Sol sec.		Sol humide.	
1.....	1cmq,5	3cmq,0	2cmq,5	»
2.....	»	8 ,0	8 ,5	»
3.....	5 ,0	8 ,5	9 ,0	12cmq,5
4.....	9 ,0	11 ,0	11 ,5	16 ,0
5.....	7 ,5	»	16 ,5	11 ,0
6.....	»	8 ,5	16 ,5	»
7.....	8 ,0	»	14 ,0	»
8.....	7 ,5	12 ,0	»	15 ,0
9.....	12 ,5	15 ,0	»	16 ,0
10.....	11 ,5	15 ,5	21 ,0	13 ,5
11.....	11 ,0	15 ,5	20 ,0	»
12.....	12 ,5	16 ,0	18 ,0	24 ,5
13.....	12 ,0	12 ,0	18 ,0	17 ,0
14.....	10 ,0	9 ,5	11 ,5	12 ,5
15.....	5 ,5	»	6 ,0	»

Ajoutons qu'un troisième individu, poussé à l'ombre, ne présentait que douze entre-nœuds, et que sa plus grande feuille avait une surface de 12 centimètres carrés seulement, tandis qu'un troisième individu, poussé au soleil, avait quinze entre-nœuds et celle de ses feuilles qui avait plus grande surface mesurait 19 centimètres carrés.

Ces divers chiffres nous montrent que, toutes choses égales d'ailleurs, dans un sol humide les feuilles présentent une plus grande surface que dans un sol plus sec.

De plus, ce ne sont pas seulement les limbes qui sont plus développés; nous avons égalemeut constaté que les pétioles sont aussi plus longs, les tiges plus hautes et plus épaisses.

Si donc l'on compare deux plantes qui ont poussé, par exemple, l'une sur une colline exposée au soleil, l'autre dans un bois, il existe entre ces deux stations deux différences principales : différence d'éclairement, différence d'humidité du sol, et au point de vue que nous étudions elles agissent en sens inverse : l'intensité lumineuse plus grande tend à produire des feuilles plus grandes dans la plante de la colline, l'humidité plus grande tend à produire des feuilles plus grandes dans la plante du bois.

Ce que l'on constate donc en général, c'est la résultante de ces deux actions inverses, résultante qui peut donner la prépondérance en surface soit à l'une, soit à l'autre catégorie de feuilles. Nous avons, en effet, observé les deux sortes de résultats, résultats dus à ce que les deux sortes de différences signalées peuvent exister à des degrés fort divers et aussi qu'une même différence peut produire sur les diverses espèces des résultats très différents comme intensité. Mais, si l'on isole l'action de ces deux causes, on arrive à trouver le sens dans lequel chacune fait sentir son action :

A une plus grande intensité lumineuse correspondent des limbes plus grands.

A une plus grande humidité du sol correspondent des limbes plus grands.

M. Stahl (1) a indiqué qu'au soleil les feuilles acquièrent une plus grande épaisseur qu'à l'ombre. J'ai trouvé le même résultat, aussi bien pour diverses plantes que j'ai fait croître respectivement à la lumière directe et à la lumière diffuse en maintenant identiques les autres conditions de milieu, que pour celles que j'ai simplement recueillies en des endroits différemment éclairés. Ainsi j'ai trouvé les épaisseurs suivantes, (exprimées en divisions de mon micromètre oculaire) :

I. Expériences.

	Soleil.	Ombre.	Rapport.
Galium Mollugo.....	21	17	1,24
Boltonia glastifolia.....	24	19	1,25
Solidago canadensis.....	14	10	1,40
Circœa lutetiana.....	15	10	1,50

II. Observations simples.

Ligustrum vulgare.....	23	19	1,21
Asperula adorata.....	18	10	1,80
Carex sebrina.....	27	15	1,80
Hedera Regneriana.....	65	35	1,85
Jasminum fruticans.....	30	15	2,00

(1) *Loc. cit.*

Parfois le rapport des épaisseurs est très peu différent de 1. Ainsi, j'ai trouvé dans la première catégorie de plantes :

	Soleil.	Ombre.	Rapport.
Lupinus albus.....	25	23	1,09

Dans la seconde :

	Soleil.	Ombre.	Rapport.
Ilex aquifolium.....	38	36	1,06
Ilex balearica.....	44	39	1,13

On voit que, pour les diverses espèces, l'action de la lumière directe a pour résultat d'accroître les épaisseurs dans des rapports extrêmement variés.

J'ai constaté, sans faire de mesures précises, que les feuilles étaient plus épaisses au soleil chez diverses autres plantes : *Faba vulgaris*, *Clematis maritima*, *Aucuba japonica*, etc.

De toute cette étude, nous pouvons donc conclure, en résumé :

Les feuilles sont au soleil plus grandes qu'à l'ombre suivant toutes leurs dimensions.

CHAPITRE II

ASPECT DES FEUILLES, CONSISTANCE, COULEUR, ETC.

Très souvent il est facile de reconnaître, rien qu'au simple aspect de deux feuilles, laquelle a poussé à l'ombre, et laquelle s'est développée à la lumière directe. La première possède un tissu plus délicat, elle est plus molle et plus lisse. Les nervures sont peu enfoncées du côté supérieur de la feuille, et elles ne font qu'une saillie peu considérable du côté inférieur, de sorte que la feuille paraît à peu près plane. La seconde, au contraire, présente un tissu plus ferme, elle est plus raide ; les nervures sont à la face supérieure enfoncées dans le parenchyme, de sorte que cette face apparaît comme

ridée, marquée de nombreux sillons ; ces mêmes nervures à la face inférieure font beaucoup plus saillie que chez la feuille précédente.

J'ai constaté ces différences en particulier sur deux pieds de *Teucrium Scorodonia* que j'avais fait pousser respectivement à l'ombre et au soleil. Au soleil la feuille était d'abord plus grande et plus épaisse qu'à l'ombre; mais, de plus, tandis que les nervures, même les plus fines, de l'une formaient des mailles à l'intérieur desquelles, à la face supérieure, faisaient saillie les parties parenchymateuses, l'autre était restée plane. En outre, à la face inférieure, les nervures très saillantes de la feuille au soleil étaient beaucoup plus velues que celles de la feuille à l'ombre.

La couleur des feuilles aussi peut être différente suivant l'intensité de l'éclairement auquel elles ont été exposées. Ainsi nous verrons plus loin que le tissu en palissade est plus développé au soleil et que les cellules qui le composent contiennent beaucoup plus de chlorophylle. Aussi le plus souvent les feuilles qui ont vécu au soleil présentent une teinte verte beaucoup plus foncée que celles qui sont restées à l'ombre. Ces dernières sont généralement d'un vert assez clair, parfois même elles ont une couleur vert jaunâtre. J'ai fait pousser à l'ombre et au soleil des Lupins, des Fèves, et déjà les cotylédons présentaient des différences de cet ordre : d'une part, ils étaient vert très sombre, et, d'autre part, vert clair ; la même différence était facile à constater ensuite sur les feuilles successives. Même observation sur des feuilles de *Vicia sativa*, *Lathyrus sativus*, *Tussilago Farfara*, etc. Très frappante est la différence de couleur chez le *Ruta graveolens*. A l'École botanique du Muséum, j'en ai cueilli des feuilles, les unes à l'extérieur d'une touffe et fortement éclairées, les autres à l'intérieur, ne recevant que peu de lumière : les premières étaient raides, épaisses, très vertes; les secondes molles, minces et plutôt jaunâtres que véritablement vertes.

Une autre couleur que l'on constate souvent dans diverses parties des végétaux, c'est une couleur rouge due à une matière

qui se développe soit dans l'épiderme, soit dans les couches situées immédiatement au-dessous. Cette substance ne se produit guère que dans les régions frappées par la lumière solaire directe.

Ainsi sur deux pieds de *Canna zebrina* ayant poussé l'un en plein soleil, l'autre tout à fait à l'ombre, le premier présentait une couleur rouge très intense sur toute la face supérieure de ses feuilles, et aussi un peu à la face inférieure, mais uniquement sur le bord de la feuille. Les feuilles à l'ombre, au contraire, étaient vertes sur leurs deux faces et ne présentaient pas trace de matière colorante rouge.

Les pétioles d'Érable ont aussi colorée en rouge leur face tournée vers le ciel, et verte celle qui regarde le sol. Dans le *Canna zebrina*, c'est l'épiderme qui contient cette matière rouge; elle est sous-épidermique dans l'*Acer*.

Bien que je n'étudie dans ce travail que les feuilles, je crois utile de citer ici divers cas dans lesquels j'ai constaté cette coloration rouge uniquement dans les parties exposées à la lumière directe. Elle se rencontre dans les organes les plus divers. Je viens de citer des pétioles et des limbes.

Chez les *Helianthus* dont j'ai déjà parlé, je l'ai constatée dans la tige, et très abondante chez les exemplaires élevés au soleil, très rare, au contraire, chez ceux qui avaient poussé à l'ombre.

On observe aussi cette coloration dans les derniers ramuscules d'Aubépine. Les branches qui sont à l'extérieur d'une haie, si elles sont horizontales, ne présentent cette substance rouge que sur la partie tournée vers le ciel et sont vertes de l'autre côté ; sont-elles disposées verticalement, leur face tournée vers le nord est verte, et celle qui fait face au sud est rouge. Au contraire, les branches situées à l'intérieur de la haie sont uniformément vertes sur tout leur pourtour.

Dans les stolons de Fraisier, la face qui est couchée sur le sol est verte, tandis que la face opposée est rouge.

J'ai fait germer des graines de Maïs sur de la mousse humide; parmi celles qui germaient au soleil, certaines s'étaient trouvées placées de telle façon que leur racine sortait en se dirigeant

vers le haut, et s'infléchissait pour prendre sa direction habituelle. Sur toute la partie courbe, la matière rouge s'était développée, et cette formation s'arrêtait au niveau où, plongeant dans la mousse, la racine se trouvait abritée contre la lumière; dans tout le reste, la racine était blanche. Les graines que j'avais fait développer à l'ombre, conservaient leur jeune racine entièrement blanche.

Cette substance colorante peut donc se développer dans les parties les plus variées des végétaux, et partout son existence est étroitement liée à l'action d'une vive lumière.

SECONDE PARTIE

MORPHOLOGIE INTERNE

Nous étudierons l'épiderme dans un premier chapitre, et dans un deuxième le mésophylle. Dans un troisième chapitre nous donnerons quelques résultats relatifs à diverses substances contenues dans les cellules, substances qui se rencontrent en quantités très différentes suivant que la plante a vécu à l'ombre ou au soleil : ainsi, par exemple, la chlorophylle, l'amidon, etc., parmi les substances liées aux phénomènes d'assimilation, et, au contraire, l'oxalate de chaux, etc., produit résultant de phénomènes de désassimilation.

CHAPITRE PREMIER

ÉPIDERME

§ 1er. — STOMATES.

Divers auteurs se sont occupés de déterminer la répartition des stomates sur les feuilles, et le nombre de ces organes. Je citerai en particulier Kroker (1), Thomson (2), Lindley (3), Unger (4), Czech (5), Morren (6), Kareltschikoff (7), Weis (8).

(1) Kroker, *De plantarum epidermide.* Breslau, 1833.

(2) Thomson, *Treatice of vegetable Physiology.*

(3) Lindley, *Introduction to Botany.*

(4) Unger, *Anatomie und Physiologie der Pflanzen.*

(5) Czech, *Recherches sur les proportions numériques et la situation des stomates* (*Bot. Ztg.*, 1865).

(6) Morren, *Détermination du nombre des stomates chez quelques végétaux indigènes ou cultivés en Belgique* (*Bull. Ac. r. de Belg.*, 2e série, t. XVI, n° 12).

(7) Kareltschikoff, *Ueber die Vertheilung der Spaltöffnungen auf den Blättern* (*Bull. Soc. imp. des nat. de Moscou*, 1866).

(8) Weiss, *Untersuch. über die Grössen und Zahlenverhältnissen der Spaltöff.* (*Pringsh. Jahrb.*, t. IV, p. 125).

Or les nombres que donnent deux auteurs pour une même plante sont quelquefois très différents. Ce fait n'a rien qui doive surprendre. En effet, les stomates sont parfois très irrégulièrement répartis sur la surface des feuilles; des feuilles différentes d'un même individu peuvent présenter des nombres de stomates très différents. Si, par exemple, la feuille est assez âgée pour que tous les stomates ou à peu près se soient constitués, mais encore assez jeune pour ne pas avoir sa taille adulte, il est clair qu'elle portera par unité de surface plus de stomates qu'une autre feuille plus âgée et de surface plus grande. Les divers auteurs n'ayant pas toujours précisé la région de la feuille étudiée ou l'âge de cette feuille, ont pu arriver aux résultats les plus discordants.

Quant au sujet qui nous occupe spécialement, l'influence de l'intensité lumineuse sur le nombre des stomates, il a été peu étudié. Je citerai cependant les recherches de M. Levakofski (1). La manière dont il a procédé donne lieu à certaines objections :

D'abord pour treize espèces il a comparé des exemplaires vivant au soleil, dans des prairies, et d'autres vivant à l'ombre, dans les bois. Cinq sur treize lui ont donné plus de stomates à la lumière et huit en ont présenté moins. On peut déjà faire l'observation que les individus comparés présentaient sans doute entre eux d'autres différences que des différences d'éclairement. Puis le nombre d'espèces étudiées étant assez faible, les deux catégories qui lui ont fourni des résultats inverses sont presque aussi nombreuses l'une que l'autre, de sorte qu'on ne peut tirer aucune conclusion suffisamment légitimée. En tout cas, la conclusion à tirer serait plutôt que les stomates sont plus nombreux à l'ombre.

Ensuite M. Levàkofski, pensant que l'action de la lumière n'a pas agi pendant un temps assez considérable sur les individus qu'il a comparés, et que cette action doit aller en aug-

(1) *Influence de la lumière sur le nombre des stomates* (en russe : *Protocoll der 157e Sitzung der Gesellsch. der Naturforsch. der Kais. Universität zu Kasan*, p. 12 à 15, 1881. — Résumé dans le *Botanischer Jahresbericht*, 1882).

mentant dans la suite des siècles, compare non plus des individus d'une même espèce, mais des espèces voisines qui croissent constamment à l'ombre d'une part, au soleil d'autre part. Ses observations, qui ont porté sur vingt-neuf espèces, lui ont donné ce résultat que les espèces qui avaient grandi au soleil possédaient notablement plus de stomates que les espèces voisines qui vivaient à l'ombre.

Mais à toutes les objections faites dans le cas précédent, et qui conservent ici toute leur valeur, s'en ajoute une nouvelle. Comment peut-on attribuer à une seule cause, l'action de la lumière, des résultats obtenus en comparant des espèces voisines? Ces différences ne peuvent-elles pas tenir, par exemple, précisément à ce que ce sont deux espèces différentes dont les individus présentent sur leurs feuilles un nombre de stomates plus ou moins constant et beaucoup plus grand dans telle espèce que dans telle autre voisine, absolument comme ces deux espèces présentent des feuilles de taille et de forme différentes? Dira-t-on que la différence de forme des feuilles est due à ce qu'une espèce vit constamment au soleil et l'autre constamment à l'ombre? Assurément la coïncidence de ces deux faits : différence de forme des feuilles, différence dans l'habitat, ne suffit pas à démontrer que l'un est la cause de l'autre. Pourquoi en serait-il autrement pour le nombre des stomates?

Que l'idée de M. Levakofski puisse être fondée, nous ne le nions pas. Il est possible, si l'action de la lumière solaire est d'augmenter le nombre des stomates des feuilles, que les exemplaires d'une même espèce vivant en des stations différemment éclairées possèdent des nombres de stomates différents, même s'il existe entre eux, relativement aux conditions de milieu, d'autres différences que celles relatives à l'éclairement; il est possible encore que l'action modificatrice de la lumière soit assez faible pour que l'effet produit durant la vie d'un seul individu soit difficile à constater, mais que cet effet, s'accroissant pendant la suite des générations, finisse par devenir appréciable; mais ce n'est pas parce que l'on a con-

staté des différences dans le nombre des stomates chez deux *espèces voisines*, dont l'une vit à l'ombre et l'autre au soleil, que l'on est en droit de conclure immédiatement que ces variations sont dues aux éclairements différents.

M. Weiss, qui a donné sur plus de cent cinquante plantes une foule de nombres relatifs aux stomates, nie complètement l'influence de la lumière sur le nombre de ces organites. « J'ai fait germer des graines complètement à l'abri de la lumière, dit-il (1), et le nombre, la taille des stomates des plantes obtenues, étaient les mêmes que pour les individus qui avaient grandi d'une façon normale. »

Au contraire, M. Mer, qui a étudié l'influence de divers milieux sur la structure des feuilles (2), a signalé deux cas dans lesquels il existe des différences entre les plantes qui ont poussé au soleil et celles qui ont vécu à l'ombre. D'après lui, les feuilles du Lilas commun, qui possèdent quelques stomates à leur face supérieure, en présentent un plus grand nombre au soleil qu'à l'ombre. Celles du Lilas Varin n'en ont pas sur la face supérieure, si elles sont venues à l'ombre, et, au contraire, en possèdent si elles se sont développées au soleil.

On le voit, ces divers résultats énoncés par MM. Levakofski, Weiss, Mer sont en grande partie contradictoires et ne résolvent pas la question. De nouvelles recherches plus précises sont indispensables.

Nous pouvons d'abord comparer entre elles des plantes *d'une même espèce* ayant grandi à des éclairements très différents, ayant vécu, par exemple, l'une dans un bois, l'autre sur une colline découverte, ou bien l'une à l'extérieur d'un arbre et de préférence exposée au sud, et l'autre à l'intérieur de ce même arbre, aussi à l'ombre que possible.

Mais il faut avoir soin de ne prendre que des feuilles *adultes*, sans quoi on ne peut affirmer que les feuilles choisies sont de même âge et, par suite, comparables. Au point de vue où nous

(1) *Loc. cit.*

(2) *Recherches sur la structure des feuilles* (*Bull. de la Soc. de bot. de Fr.*, t. XXX, 1883).

nous plaçons en ce moment, une feuille sera adulte : 1° quand elle aura acquis tous ses stomates ; 2° quand elle aura atteint sa taille définitive. De plus, on sait que très souvent les stomates sont distribués fort irrégulièrement sur le limbe des feuilles ; il faut donc étudier les diverses régions des feuilles et ne comparer entre eux que les nombres obtenus dans des régions identiques.

J'ai fait cette étude pour un certain nombre d'espèces, et les résultats auxquels je suis parvenu sont consignés dans le tableau suivant :

A. — PLANTES QUI N'ONT DE STOMATES QU'A LEUR FACE INFÉRIEURE.

		Soleil.		Ombre.		$\frac{S}{O}$ (1)
1.	*Phyllirœa latifolia*	208		110		1,9
2.	*Viburnum Lantana*	181		101		1,8
3.	*Fraxinus excelsior*	150		86		1,7
4.	*Cerasus arduennensis*	229		150		1,5
5.	*Aucuba japonica.* 1. Pointe de la feuille	210	169	122	115	1,5
	2. Milieu près du bord	143		101		
	3. Milieu près de la nervure médiane	194		135		
	4. Base de la feuille	131		101		
6.	*Clathra alnifolia*	59		38		1,5
7.	*Asperula odorata*	88		59		1,5
8.	*Skimmia intermedia.* 1	114	146	109	106	1,4
	2	135		109		
	3	166		88		
	4	177		118		
9.	*Forsythia suspensa*	257		185		1,4
10.	*Clematis Vitalba*	139		93		1,4
11.	*Buxus sempervirens*	164		126		1,3
12.	*Hedera Regnoriana* 1	168	144	93	107	1,3
	2	131		109		
	3	160		118		
	4	118		109		
13.	*Ligustrum vulgare*	219		167		1,3
14.	*Hedera Helix*	139		114		1,2
15.	*Æsculus Hippocastanum*	97		84		1,1
16.	*Periploca græca*	105		101		1

(1) L'indication $\frac{S}{O}$ signifie : rapport entre le nombre des stomates au soleil et le nombre des stomates à l'ombre.

			Soleil.		Ombre.		$\frac{S}{O}$
17.	*Ruta graveolens* (1)			97		93	1
18.	*Ziziphus chinensis.*	Pointe de la feuille	173	179	179	179	1
		Base	185		179		
19.	*Clematis tubulosa.*	Foliole terminale	101	98	101	94	1
		Une foliole latérale	97		80		
		L'autre foliole latérale	97		101		
20.	*Parietaria officinalis*			86		86	1
21.	*Choisya ternata.*	Pointe de la feuille	97	102	114	109	$\frac{1}{1,1}$
		Milieu	101		105		
		Base	108		108		
22.	*Calycanthus occidentalis*			147		156	$\frac{1}{1,1}$
23.	*Clematis maritima*			143		160	$\frac{1}{1,1}$
24.	*Sambucus racemosa.*	Foliole terminale	51	53	63	61	$\frac{1}{1,1}$
		Foliole terminale	55		69		
25.	*Jasminum officinale*			282		306	$\frac{1}{1,1}$
26.	*Lilium Martagon*			30		34	$\frac{1}{1,1}$

B. — PLANTES AYANT DES STOMATES SUR LES DEUX FACES DES FEUILLES.

	Épiderme supérieur.			Épiderme inférieur.		
	Soleil.	Ombre.	$\frac{S}{O}$	Soleil.	Ombre.	$\frac{S}{O}$
Tussilago Farfara (2).	25	Très peu.	»	»	»	»
Hibiscus syriacus.....	55	9	6	198	135	1,5
Ruta divaricata (3)...	Peu.	Très peu	»	88	63	1,4
Canna annei.....	34	17	2	114	67	1,6
Aubrietia deltoideum..	138	86	1,6	173	142	1,2
Baccharis halimifolia.	55	34	1,6	101	84	1,2
Syringa vulgaris.....	61	34	1,7	436	252	1,7
Lycium barbarum.. ..	80	67	1,2	152	147	1,0
Canna zebrina.....	34	29	1,1	118	101	1,1
Asarum europæum (4).	Très peu.	Très peu.	»	76	67	1,1

(1) Le *Ruta graveolens* ne présente pas, en général, de stomates à son épiderme supérieur. Cependant j'en ai rencontré quelquefois, en petit nombre, sur des feuilles adultes qui avaient poussé au soleil. Je n'en ai jamais trouvé sur les jeunes feuilles, ni sur les feuilles adultes à l'ombre (voy. plus loin, p. 371 un fait analogue relatif au *Circœa lutetiana*).

(2) Pour le *Tussilago Farfara*, la feuille à l'ombre a son épiderme supérieur presque complètement dépourvu de stomates. Un très grand nombre de champs microscopiques n'en présentent aucun. Les poils extrêmement nombreux de la face inférieure des feuilles de cette plante ne permettent pas de déterminer exactement le nombre des stomates sur cette face.

(3) Aucun stomate, dans une grande quantité de champs microscopiques, et cela surtout à l'ombre.

(4) Ici encore les stomates sont très rares à l'épiderme supérieur, soit au

Assurément l'on ne peut tirer du tableau A aucune conclusion rigoureuse. Le rapport des nombres des stomates comptés respectivement sur une feuille au soleil et sur une feuille à l'ombre est extrêmement variable. Mais remarquons d'abord que ces rapports ne peuvent être connus avec une exactitude absolue; que par suite, quand ils diffèrent peu de l'unité, on peut les considérer sensiblement comme égaux à 1. Si nous convenons de dire qu'il y a égalité dans le nombre des stomates quand le rapport du plus grand des deux nombre au plus petit est inférieur à 1,2, le tableau précédent nous montre que :

Sur vingt-six espèces, quatorze, c'est-à-dire environ la moitié, présentent plus de stomates au soleil; pour les autres il y a à peu près égalité.

Or l'on conçoit que, si une cause intervient pour changer dans un sens ou dans l'autre le nombre des stomates, la modification ne se fera évidemment pas avec la même intensité pour les différentes plantes. Les diverses espèces sont inégalement modifiables et une différence dans l'intensité lumineuse assez grande pour faire sentir son action d'une façon appréciable sur telle espèce, peut n'exercer qu'une influence insignifiante sur telle autre espèce. Par conséquent, quel que soit le sens dans lequel agisse la lumière directe, son action se fera sentir à des degrés très divers selon les espèces, et même il y en aura un certain nombre qui ne se modifieront nullement. Mais celles-ci ne prouvent en aucune façon que la lumière n'a pas d'influence, celles qui permettent de supposer qu'elle en exerce une sont celles qui présentent des différences indiquant le sens de l'action. Le cas où une conclusion serait absolument impossible serait celui où l'action paraîtrait se faire sentir tantôt dans un sens, tantôt dans l'autre. Or c'est ce qui n'a pas

soleil, soit à l'ombre, mais peut-être plus encore à l'ombre qu'au soleil. Je n'ai jamais rencontré à l'épiderme supérieur de l'*Asarum europæum* qu'un très petit nombre de stomates, et toujours un assez grand nombre à l'inférieur. Ce fait est en contradiction avec le résultat fourni par M. Weiss (*loc. cit.*), qui en indique un plus grand nombre à l'épiderme supérieur qu'à l'inférieur.

lieu ici. Quand le rapport $\frac{S}{0}$ est égal à 1,1, je considère qu'il est trop voisin de l'unité pour affirmer qu'il existe une différence appréciable; on doit en dire autant s'il est égal à $\frac{1}{1,1}$, et alors le tableau montre que le nombre des stomates est au soleil ou sensiblement égal à ce qu'il est à l'ombre, ou qu'il est plus grand. Donc il est vraisemblable que la lumière directe a pour effet d'augmenter le nombre des stomates des feuilles, et cela à peu près dans les rapports qu'indique le tableau, rapports extrêmement variables suivant les diverses espèces. On voit que pour quatorze espèces il varie de 1,9 à 1,2. Enfin, pour les autres espèces, l'action est si faible qu'elle n'est pas appréciable.

Mais, disons-le tout de suite, ce n'est qu'une vraisemblance et non une vérité démontrée; car ces feuilles pourraient présenter entre elles, comme conditions de milieu, d'autres différences que des différences d'éclairement, et ces autres différences peuvent agir, soit dans le même sens que les différences d'éclairement, soit en sens inverse, et, par conséquent, nous n'avons encore acquis jusqu'ici qu'une simple présomption relative au sens dans lequel agit un vif éclairement.

Le tableau B donne lieu à des remarques analogues : parmi les espèces étudiées, on en trouve, comme le *Canna zebrina*, pour lesquels il y a à peu près égalité, tandis que, pour d'autres, le *Canna annei*, par exemple, il existe notablement plus de stomates au soleil.

Ce tableau montre cependant quelque chose de plus : il est des espèces, comme le *Syringa vulgaris*, pour lesquelles le rapport $\frac{S}{0}$ a la même valeur aux deux épidermes; d'autres espèces, tel est l'*Aubrietia deltoideum*, nous montrent que ce rapport a une valeur plus grande pour l'épiderme supérieur que pour l'inférieur; nous n'avons pas rencontré le fait inverse.

Cela ne tiendrait-il pas à ce que la lumière, ayant une influence effective sur le nombre des stomates, ferait sentir son action plus vivement sur la face supérieure des feuilles que sur la face opposée? Et, en effet, c'est l'épiderme supé-

rieur qui est le plus éclairé, c'est pour lui que les différences d'éclairement, suivant le lieu où croît la plante, sont le plus considérables, et, par conséquent, si la lumière agit pour augmenter le nombre des stomates, c'est en étudiant cet épiderme, quand il est stomatifère, que l'on pourra constater l'effet le plus appréciable. Quoi qu'il en soit, les chiffres de ce tableau, comme ceux du précédent, nous fournissent des indications assurément très précieuses, mais en aucune façon des preuves concluantes. Il faut serrer le problème de plus près.

Nous obtiendrons des renseignements précis si nous étudions en détail une feuille qui présente des parties d'âges divers, des régions très différentes les unes des autres, en ayant soin, bien entendu, de ne comparer entre elles que des régions identiques. Les feuilles du *Pteris aquilina* sont très commodes sous ce rapport.

1° *Pteris aquilina.* — Les deux pieds que j'ai étudiés poussaient non loin l'un de l'autre, par conséquent sur le même sol, seulement l'un se trouvait en un endroit ombragé d'un bois, l'autre en un lieu très découvert.

On sait que le rhizome du *Pteris* émet à l'air un pétiole primaire I. Ce pétiole porte une série de pétioles secondaires II, dont la taille va en diminuant à mesure qu'ils se rapprochent de l'extrémité de I. Soient II_a, II_b, II_c,... II_n,... II_x,... ces pétioles successifs. II_a représente le plus rapproché de la base de I; II_b, le suivant, etc..., II_n, un pétiole situé vers le milieu, et II_x, l'un des derniers. Chaque pétiole secondaire II porte une série de pétioles tertiaires III, que je désigne, comme je l'ai fait pour les pétioles II, par III_a, III_b,... III_n,... III_x,... en allant de la base d'un pétiole III vers son extrémité. Enfin, chacun des pétioles III porte une série de nervures munies de limbes, soient de même IV_a, IV_b,... IV_n,... IV_x,... ces limbes successifs pour chaque pétiole III.

Pour connaître la répartition des stomates sur les parties

les plus variées d'un pied de *Pteris*, j'étudie d'abord les limbes appartenant à l'un des premiers pétioles secondaires, soit II_a; pour cela, j'étudie successivement trois pétioles tertiaires III d'âges différents : l'un, III_a, situé à la base de II_a; un autre, III_n, situé vers le milieu, et un troisième, III_x, situé vers l'extrémité.

L'étude de chacun de ces pétioles III se décompose elle-même en l'étude successive de parties limbaires diverses, IV_a, IV_n et IV_x. Et même, quand un petit limbe IV était assez grand, j'ai étudié l'épiderme à la base et vers l'extrémité.

Quand j'ai étudié de la sorte la répartition des stomates sur les diverses régions d'un pétiole secondaire II_a, je répète la même opération pour un autre II_n situé vers le milieu de I, et enfin, pour un troisième, II_x, situé vers son extrémité.

En procédant ainsi pour la plante située à l'ombre et la plante située au soleil, et en comparant les résultats obtenus, on peut voir s'il y a des différences appréciables dans le nombre des stomates.

Dans chaque petite région étudiée, j'ai compté le nombre de stomates contenus dans trois champs microscopiques, et j'ai pris la moyenne. J'ai ensuite calculé combien chacune de ces régions en contenait par millimètre carré. J'ai pu ainsi former le tableau suivant :

PTERIS AQUILINA

				Soleil.	Ombre.	Rapport.
II_a	III_a	IV_a	Base	60	38	1,6
			Sommet	42	38	1,1
		IV_n	Base	63	33	1,9
			Sommet	76	29	2,6
		IV_x		67	46	1,4
	III_n	IV_a	Base	84	46	1,8
			Sommet	80	46	1,7
		IV_n	Base	80	46	1,7
			Sommet	76	29	2,6
		IV_x		80	38	2,1
	III_x	IV_a		84	51	1,6
		IV_n		109	55	2,0
		IV_x		105	59	1,8
II_n	III_a	IV_a	Base	63	67	0,9
			Sommet	46	51	0,9
		IV_n	Base	38	63	0,6
			Sommet	55	51	1,1
		IV_x		67	63	1,0
	III_n	IV_a	Base	63	29	2,2
			Sommet	63	38	1,6
		IV_n	Base	67	34	2,0
			Sommet	51	38	1,3
		IV_x		88	46	1,9
	III_x	IV_a		76	42	1,8
		IV_n		84	84	1,0
		IV_x		105	105	1,0
II_x	III_a	IV_a	Base	76	51	1,5
			Sommet	84	63	1,3
		IV_n	Base	105	59	1,9
			Sommet	105	55	1,9
		IV_x		101	46	2,2
	III_n	IV_a		80	38	2,1
		IV_n		80	51	1,6
		IV_x		84	38	2,2
	III_x	IV_a		101	72	1,4
		IV_x		126	93	1,3

Ce tableau, par la variété des chiffres qu'il renferme, fait voir d'une façon bien frappante combien le nombre des stomates peut être différent sur les diverses régions d'une même feuille; d'où la nécessité de ne pas se borner à une seule région.

On y voit de plus que, d'une façon générale, tant à l'ombre qu'au soleil, le nombre des stomates, par unité de surface, est

plus grand dans les parties les plus jeunes. On s'en assure en comparant pour un même pétiole le tertiaire, tel que III_a les nombres obtenus pour les régions IV_a, IV_n, IV_x; la première, plus âgée, offre en général moins de stomates que la deuxième, et surtout que la troisième, la plus jeune. Ou bien encore, en comparant une même région IV_a de pétioles tertiaires III_a, III_n, III_x d'âges différents; ou, enfin, en comparant une région III_a des pétioles secondaires II_a, II_n, II_x. Dans les régions plus jeunes, les cellules épidermiques ne sont pas encore parvenues à la taille qu'elles atteindront plus tard, et, par suite, les stomates y sont plus rapprochés les uns des autres que dans les régions plus âgées.

On y constate enfin qu'au soleil il y a plus de stomates qu'à l'ombre. C'est ici qu'apparaît clairement la nécessité de ne comparer entre elles que les mêmes régions d'une feuille. On voit, en effet, que telle région d'une feuille à l'ombre peut présenter autant et même plus de stomates que telle autre région de la feuille au soleil. Bien plus, il peut arriver même que, par-ci par-là, on trouve, en comparant deux régions identiques, plus de stomates à l'ombre. C'est le cas qui a été trouvé en comparant les pétioles tertiaires III_a du pétiole secondaire II_n. Par conséquent, si l'on se bornait à comparer deux portions d'épiderme prises au hasard, ou même deux portions seulement, choisies cependant dans des régions identiques, on serait exposé à trouver des résultats soit purement négatifs, soit complètement erronés.

On ne peut légitimement conclure qu'après avoir étudié les parties de la feuille les plus diverses et n'avoir jamais comparé entre elles que des choses réellement comparables. Une mensuration isolée ne peut rien démontrer; ce n'est que la multiplicité des mesures qui permet de se faire une idée exacte de la grandeur des différences qui existent réellement.

Le *Pteris aquilina* ne présente de stomates qu'à son épiderme inférieur. Il était intéressant d'exécuter une recherche analogue sur une plante portant des stomates sur ses deux épidermes, et d'étudier les feuilles successives d'un rameau.

2° *Mirabilis Wrightiana.* — C'est ce que j'ai fait pour le *Mirabilis Wrightiana*, plante cultivée dans l'école botanique du Muséum. J'ai fait des comparaisons pour quatre feuilles successives. Pour la plus jeune, assez petite, j'ai étudié l'épiderme vers le milieu de la feuille. Pour la deuxième, je l'ai divisée en quatre régions : 1° pointe; 2° milieu de la feuille, près du bord; 3° milieu de la feuille, près de la nervure médiane; 4° base. Enfin, pour les deux autres, beaucoup plus grandes, j'ai cru devoir y distinguer cinq régions : 1° pointe; 2° milieu, près du bord; 3° partie tout à fait médiane de la demi-feuille; 4° milieu, près de la nervure médiane; 5° base.

Pour les diverses régions de ces feuilles, j'ai étudié les deux épidermes. Voici quels sont les résultats que j'ai obtenus. Les nombres de stomates sont donnés par millimètre carré.

MIRABILIS WRIGHTIANA

		Face supérieure.				Face inférieure.			
		Soleil.	Ombre.	$\frac{S}{O}$		Soleil.	Ombre.	$\frac{S}{O}$	
		Moy.	Moy.			Moy.	Moy.		
1re feuille.		121	69	1,7		236	208	1,1	
2e feuille.	1....	121	46			254	231		
	2....	92	46			185	265		
	3....	98	46			202	219		
	4....	92	58			213	185		
		101	49	2,0		214	225	0,95	
3e feuille.	1....	87	52			265	179		
	2....	87	40			260	179		
	3....	98	35			242	202		
	4....	75	29			242	208		
	5....	133	23			248	196		
		96	36	2,8		251	193	1,3	
4e feuille.	1....	69	40			225	167		
	2....	75	46			202	162		
	3....	63	69			190	173		
	4....	92	46			242	162		
	5....	81	52			202	156		
		76	51	1,4		212	164	1,3	

Les chiffres de ce tableau nous mènent aux mêmes conclusions que pour le *Pteris*. Le nombre des stomates est plus considérable au soleil qu'à l'ombre; et cela, on le voit, aussi bien pour l'épiderme supérieur que pour l'épiderme inférieur.

De plus, en jetant les yeux sur les colonnes qui donnent les rapports entre les nombres de stomates au soleil et à l'ombre,

l'on constate que ceux qui concernent l'épiderme supérieur sont plus grands que ceux relatifs à l'épiderme inférieur. C'est une nouvelle preuve qui démontre que l'éclairement direct a pour résultat de produire chez les plantes un nombre de stomates plus considérable que la lumière diffuse ; car la face supérieure des feuilles est, en général, beaucoup plus éclairée que la face inférieure, et si une plante pousse au soleil, elle est soumise à des éclairements qui sont beaucoup plus différents pour ses deux faces que si elle pousse à l'ombre. On devait donc s'attendre à ce qu'un effet produit par un éclairement plus vif se fît sentir avec une plus grande intensité sur la face supérieure que sur la face inférieure. C'est ce fait que mettent en lumière les chiffres du tableau ci-dessus. L'étude du *Mirabilis Wrightiana* confirme l'idée émise précédemment comme conséquence des chiffres que nous avaient fournis les feuilles dont les deux épidermes portent des stomates.

Les renseignements que nous fournit l'étude détaillée du *Pteris aquilina* et du *Mirabilis Wrightiana* sont assurément plus précis que ceux que nous avons donnés en commençant. On ne peut cependant affirmer qu'ils sont concluants. L'échantillon du *Pteris* pris très à l'ombre dans un bois ne pouvait-il pas se trouver en même temps dans un sol plus humide, et aussi dans un air plus humide que l'autre pied, poussant à quelques mètres plus loin, mais dans un endroit découvert ? Il pouvait encore exister d'autres différences ; mais celles que nous venons de mentionner nous paraissent les plus apparentes, les plus probables, et peut-être aussi les plus efficaces pour agir dans un sens ou dans l'autre sur un appareil qui, comme les stomates, jouent un rôle si grand dans les échanges de vapeur d'eau entre la plante et l'atmosphère.

Nous ne pouvons nous proposer dans ce travail d'étudier l'influence de l'humidité sur l'appareil stomatique ; nous devons seulement mentionner un certain nombre de faits acquis à la science et qui nous permettent d'attribuer les résultats que nous avons trouvés à la différence dans l'éclairement, et non dans l'humidité de l'air ou du sol.

Morren (1) qui a déterminé le nombre de stomates pour un certain nombre de plantes, mais sans s'occuper de faire des comparaisons entre des individus d'une même espèce croissant dans des conditions différentes, est cependant arrivé à cette conclusion que, d'une façon générale, les plantes de localités humides présentent plus de stomates que celles de lieux secs.

Divers autres savants qui ont étudié l'influence du climat sur la structure des plantes, MM. Tschirsch (2), Areschoug (3), Volkens (4), etc., sont arrivés à la même conclusion : dans les endroits très secs, les plantes se font remarquer par un nombre très réduit de stomates et une foule de dispositions dont le résultat est de diminuer la transpiration. On conçoit, en effet, que ces plantes ne pouvant parfois recevoir qu'une quantité d'eau très limitée, il leur est extrêmement avantageux, pour ne pas en être privées, d'en exhaler le moins possible.

Mais il résulte de ces diverses recherches qu'un habitat sec, loin d'augmenter le nombre des stomates, tend plutôt à le diminuer.

Par conséquent, c'est bien aux différences d'éclairement qu'il faut attribuer les résultats que nous avons mentionnés. Mais remarquons qu'ici, comme pour la taille des feuilles, deux propriétés qui sont souvent réalisées ensemble, sécheresse et éclairement, agissent en sens opposé ; la première tend à diminuer le nombre des stomates des feuilles, la seconde à l'augmenter. Par conséquent, l'une ou l'autre de ces causes pouvant avoir la prépondérance, il n'est pas étonnant que l'on constate des résultats comme ceux qui sont consignés dans les tableaux donnés précédemment (p. 359). D'où enfin la nécessité, pour mettre hors de doute l'influence de la lumière, de recourir à l'expérience. Ce n'est qu'en faisant croître des plantes à des

(1) *Loc. cit.*

(2) *Loc. cit.*

(3) *Der Einfluss des Klimas auf die innere Organisation der Pflanzen* (*Bot. Jahrb. von Engler*, vol. II, 1882).

(4) *Loc. cit.*

intensités lumineuses différentes, et en maintenant identiques les autres conditions, qu'il nous sera permis de conclure d'une façon rigoureuse que les différences constatées dans le nombre des stomates sont dues effectivement aux différences d'éclairement. Alors nous pourrons également attribuer à la même cause une partie au moins de ces mêmes différences constatées plus haut entre des plantes qui différaient entre elles par l'éclairement, il est vrai, mais vraisemblablement aussi, par d'autres conditions variées.

3° *Circæa lutetiana*. — Ce sont les feuilles obtenues dans l'expérience déjà citée (p. 335) qui m'ont servi de sujets d'étude. Les deux épidermes sont formés de cellules aux contours très sinueux. Celui de la face inférieure est pourvu de stomates; celui de la face supérieure n'en porte généralement pas. Nous verrons dans un instant quelle restriction il faut apporter à ce dernier énoncé.

Sur la plus jeune feuille, les stomates sont en voie de formation. A l'ombre (pl. IX, fig. 2) le plus grand nombre ne se manifestent encore que par une cellule arrondie très différente de ses voisines; au soleil (fig. 1) le développement est plus avancé, la plupart des cellules mères de stomates sont déjà divisées, et beaucoup présentent une fente stomatique. Sur la quatrième feuille (fig. 3 et 4) les stomates sont complètement formés et possèdent leur taille définitive.

Pour les trois feuilles les plus grandes, j'ai divisé chaque feuille en trois parties, base, milieu, pointe; pour la plus petite je ne l'ai divisée qu'en deux. J'ai obtenu par millimètre carré les nombres suivants de stomates :

CIRCÆA LUTETIANA

		Soleil.	Moyenne.	Ombre.	Moyenne.	$\frac{S}{O}$
1. Très jeune feuille....	Pointe.....	288	326	260	274	1,19
	Base.....	364		288		
2. Feuille n'ayant pas encore sa taille définitive.....	1. Pointe....	168	224	131	181	1,24
	2. Milieu....	210		189		
	3. Base	295		223		
3. Feuille presque adulte.	1.....	97	143	97	116	1,22
	2.....	160		133		
	3.....	173		118		
4. Feuille adulte.....	1.....	80	102	67	79	1,29
	2.....	118		89		
	3.....	109		80		

La seule inspection de ces nombres fait bien voir à quel point il est nécessaire d'étudier les diverses régions d'une feuille, car elle montre que, suivant l'endroit étudié, le résultat trouvé peut être très différent. Ici, en particulier, on voit que, dans une des régions, il peut y en avoir une fois et demie ce qu'il y en a dans une autre, et même davantage. Cette précaution est bien plus indispensable encore pour l'étude comparative des deux sortes de feuilles; car on voit que telle région d'une feuille au soleil peut avoir moins de stomates que telle autre région de la feuille correspondante à l'ombre; si donc l'on se trouvait à comparer ces deux portions, l'on arriverait à des résultats complètement erronés.

Les précautions que je viens d'indiquer étant prises, la comparaison des moyennes des nombres trouvés pour chaque feuille fait voir que *par millimètre carré il y a plus de stomates au soleil qu'à l'ombre.*

Si maintenant nous comparons non plus le nombre de stomates par *unité de surface*, mais le nombre *total* qui existe sur les feuilles successives, puisque nous avons montré précédemment que les surfaces des feuilles sont plus grandes au soleil, nous trouvons qu'à un éclairement direct il se forme une quantité de ces organites beaucoup plus considérable qu'à la lumière diffuse. On trouve, en effet, les chiffres suivants :

NOMBRE TOTAL DE STOMATES

	Soleil.	Ombre.	S/O
1.....	115 000	»	»
2.....	246 000	135 000	1,8
3.....	236 000	125 000	1,9
4.....	242 000	129 000	1,8

Tel est le résultat que fournit l'épiderme inférieur. Dans le plus grand nombre de cas, l'épiderme supérieur ne présente pas de stomates. Cependant j'en ai trouvé quelques-uns à la pointe de la feuille la plus âgée et uniquement sur celle qui avait été exposée à la lumière solaire (fig. 5), la feuille correspondante qui était à l'ombre (fig. 6) n'en présentait aucun ; les autres feuilles pas davantage. Voici donc un cas où un vif éclairement a pu produire des stomates sur un épiderme supérieur de feuille, alors que la feuille correspondante moins éclairée n'en portait pas. Leur nombre était faible, il est vrai, mais suffisant pour nous montrer que le fait, pour l'épiderme supérieur des feuilles d'une espèce déterminée, d'être dépourvu de stomates, n'est peut-être pas aussi constant qu'on serait tenté de le croire.

4° *Faba vulgaris*. — Sur les feuilles relatives à l'expérience citée plus haut (p. 336), j'ai déterminé le nombre total de stomates en prenant la moyenne de plusieurs nombres comptés dans le champ du microscope, puis tenant compte du grossissement et de la surface des feuilles. J'ai trouvé de la sorte les nombres suivants :

FABA VULGARIS

	Épiderme supérieur.		Épiderme inférieur.	
	Soleil.	Ombre.	Soleil.	Ombre.
1.....	42 300	38 300	40 300	42 300
2.....	50 400	45 800	73 200	60 700
3.....	84 100	66 100	109 300	71 100
4.....	74 100	64 000	88 100	80 800
5.....	51 400	17 600	53 000	23 700

Ces chiffres nous montrent que, dans les conditions de l'expérience :

1° Si nous partons des feuilles les plus jeunes, celles qui, dans ce tableau, portent les numéros d'ordre les plus élevés pour aller vers les plus âgées, nous voyons que le nombre des stomates va en augmentant jusqu'à la feuille adulte la dernière formée. Les stomates continuent donc à se former pendant le développement de la feuille jusqu'à un stade assez avancé de son évolution, et cela de telle façon qu'*il s'en forme plus au soleil qu'à l'ombre*.

2° Si maintenant nous partons des feuilles adultes les plus âgées, celles qui ont apparu les premières sur la tige, pour aller vers la feuille adulte la plus jeune, nous voyons que le nombre des stomates va encore en augmentant. Les feuilles nées les premières présentent donc, pour leur appareil stomatique comme pour leur taille, un développement moindre que la dernière feuille arrivée à l'état adulte. Le fait que la feuille n° 4 présente à son épiderme inférieur 80 800 stomates, tandis que la précédente, malgré sa plus grande taille, n'en possède que 71 100, fait bien voir que si l'expérience avait duré plus longtemps, cette feuille devenue adulte aurait présenté un appareil stomatique plus développé que celui de la troisième feuille, de même que celui de la troisième est plus développé que celui de la deuxième, et celui de la deuxième plus que celui de la première. La même remarque est applicable à l'épiderme supérieur de cette même feuille n° 4. Il possède encore, il est vrai, moins de stomates que la feuille n° 3, mais la différence est très faible, bien inférieure à la différence qui existe entre la feuille n° 3 et la feuille n° 2, et il est vraisemblable que si l'expérience n'avait pas été arrêtée, cette quatrième feuille aurait acquis à son épiderme supérieur, comme à son épiderme inférieur, plus de stomates que la feuille précédente.

Par conséquent les feuilles adultes successives présentent dans leur taille, dans leur appareil stomatique, un développement d'autant plus grand, qu'elles sont nées et qu'elles ont

grandi alors que la plante avait elle-même déjà acquis un développement considérable.

Il en est de même pour les différences successives que présentent entre elles les feuilles de même rang. Ces différences ont été en s'accentuant à mesure que la différence entre les éclairements se faisait sentir pendant un temps plus long.

5° *Boltonia glastifolia*. — Les feuilles qui nous ont fourni les chiffres ci-dessous sont celles dont nous avons plus haut étudié la surface. On voit que les premières feuilles étaient déjà développées quand les individus objets de l'expérience ont été placés respectivement au soleil et à l'ombre. Les chiffres suivants expriment en milliers le nombre approximatif des stomates sur les feuilles successives :

BOLTONIA GLASTIFOLIA

	Épiderme supérieur.		Épiderme inférieur.	
	Soleil.	Ombre.	Soleil.	Ombre.
1.....	150	»	138	»
2.....	91	280	152	198
3.....	110	212	91	176
4.....	»	»	»	»
5.....	195	»	176	»
6.....	354	»	460	»
7.....	356	179	404	277
8.....	573	212	517	260
9.....	562	260	610	308
10.....	525	319	786	354
11.....	429	359	542	314
12.....	710	390	485	347
13.....	670	537	640	495
14.....	905	488	791	374
15.....	1020	359	745	253

On voit que les résultats que fournit cette plante s'ajoutent à tous les précédents pour montrer que le nombre des stomates est plus grand au soleil.

En résumé, pour trouver l'influence de la lumière sur l'appareil stomatique, nous avons invoqué deux ordres de faits : faits d'observation simple, et faits d'expérience. Les premiers

nous ont donné quelques indications, mais assez peu précises ; les seconds seuls nous ont montré d'une façon nette le sens dans lequel agit un vif éclairement, et ils nous permettent de conclure :

Il se forme au soleil plus de stomates qu'à l'ombre.

Pourquoi alors, dira-t-on peut-être, est-ce la face inférieure des feuilles, la moins éclairée, qui généralement porte le plus de stomates? On peut encore ajouter à cette objection que les feuilles de certaines plantes, *Allium ursinum*, *Alstrœmeria psittacina*, diverses Graminées, etc., disposent leurs feuilles de telle façon que c'est la face inférieure qui est tournée vers le ciel et que la face supérieure regarde le sol. Or, dans ce cas, l'appareil stomatique existe sur la face supérieure tournée vers le bas.

A cela nous répondrons : la coexistence de deux faits n'a jamais été suffisante pour prouver que l'un est la cause de l'autre? Une racine vit habituellement dans la terre, et son cylindre central possède une certaine structure ; une tige est ordinairement aérienne et présente des caractères particuliers dans son cylindre central. Cela suffit-il pour dire que ces deux structures si différentes sont dues l'une au séjour souterrain, l'autre au séjour dans l'air? Assurément non ; car, si l'on fait pousser une racine à l'air et une tige dans le sol, ces deux organes éprouvent certaines modifications, mais chacun d'eux conserve sa structure typique. Si c'est cependant cette différence de séjour qui produit ces structures diverses, pour arriver à le démontrer, il faut faire autre chose qu'invoquer une coïncidence.

De même ne peut-il exister entre les deux faces d'une feuille des différences qui nous sont complètement inconnues et qui ont une influence capitale sur la distribution des stomates? L'ensemble des conditions dans lesquelles se trouvent ces deux faces, l'ensemble des causes qui peuvent agir sur cette répartition produit ce résultat que les stomates sont plus généralement à la face inférieure. La lumière agit pour augmenter

le nombre des stomates, nos expériences nous le démontrent, mais elle n'a qu'une influence trop faible pour contre-balancer les autres forces qui agissent en sens inverse, de sorte qu'en général son action est complètement masquée. Mais elle n'en existe pas moins, et à la conclusion énoncée précédemment nous ajouterons que la cause générale qui règle la répartition des stomates n'est pas l'influence de la lumière. C'est une cause dont les effets sont inverses de ceux de la lumière et beaucoup plus puissants. Cette cause est encore à trouver. Peut-être, en faisant varier les diverses conditions dans lesquelles se développent les deux faces d'une même feuille, parviendra-t-on à la découvrir.

2. — FORME ET TAILLE DES CELLULES ÉPIDERMIQUES.

Quelquefois les deux épidermes d'une même feuille sont identiques ou, du moins, ne présentent entre eux que de faibles différences. Tel est le cas, par exemple, du *Faba vulgaris*. L'épiderme de chaque face est formé de cellules aux contours sinueux et porte des stomates.

Mais, le plus souvent, les deux épidermes sont différents, et, dans ce cas, la différence la plus frappante que l'on remarque entre eux, c'est, outre celle relative aux stomates, la forme des cellules. Généralement, les cellules de l'épiderme supérieur sont à contours bien moins sinueux que celles de l'épiderme inférieur; les parois qui séparent deux cavités cellulaires voisines sont même parfois complètement planes.

Ce fait ne suffit assurément pas pour démontrer que cette différence dans la forme est due aux différences d'éclairement de la face supérieure et de la face inférieure des feuilles.

Mais, si l'on compare les épidermes d'une même face de deux feuilles qui se sont développées, l'une au soleil, l'autre à l'ombre, on constate des différences analogues, c'est-à-dire que la feuille située à l'ombre présente des cellules épidermiques beaucoup plus sinueuses que la feuille au soleil, et cela parfois pour un seul des épidermes, parfois pour tous les deux.

De telles différences se présentent d'ailleurs, suivant les espèces, à des degrés fort divers.

Ainsi, chez le *Clematis tubulosa*, il y a peu de différence entre les épidermes, soit l'inférieur, soit le supérieur, suivant l'éclairement. Aux deux expositions l'épiderme supérieur est formé de cellules dont les parois sont peu sinueuses, elles sont à peu près planes ou bien elles ont une paroi qui est tout entière convexe du côté de l'une des cellules qu'elle limite et concave du côté de l'autre cellule; parfois une telle paroi est formée de deux portions planes faisant entre elles un angle plus ou moins accusé en saillie dans l'une des cellules épidermiques que sépare cette paroi. Cependant, à l'ombre, les sinuosités sont plus grandes, et c'est en bien plus grand nombre qu'au soleil que l'on rencontre des parois disposées en S ou constituées par trois portions planes apparaissant en coupe optique comme une ligne brisée non convexe. L'épiderme inférieur présente des parois plus sinueuses que le supérieur, mais ici encore la différence n'est pas considérable entre celui de la feuille à l'ombre et celui de la feuille au soleil; dans cette dernière cependant ces parois sont un peu moins plissées.

Le *Clematis maritima* ne nous présente aussi que des différences peu considérables; les parois sont plus sinueuses que dans l'espèce précédente.

Le *Forsythia suspensa* nous offre déjà des différences plus marquées : son épiderme inférieur est formé de cellules qui, au soleil, ont leurs parois peu sinueuses, tandis qu'à l'ombre ces parois le sont bien davantage.

Chez le *Ziziphus chinensis* (pl. X, fig. 17 à 24) les parois des cellules épidermiques supérieures sont au soleil presque complètement rectilignes, et elles offrent à l'ombre des courbures très appréciables; les parois des cellules épidermiques inférieures sont au soleil légèrement courbes, tandis qu'à l'ombre elles présentent des sinuosités très marquées.

Le *Calycanthus occidentalis* et le *Cerasus arduennensis* (fig. 39 à 40) présentent un fait analogue à celui que nous

avons signalé plus haut pour la répartition des stomates, c'est-à-dire que les différences qui existent entre les épidermes supérieurs de deux feuilles soumises à des éclairements différents, sont plus considérables que celles que l'on constate entre les épidermes inférieurs de ces mêmes feuilles.

En effet, ces deux plantes présentent un épiderme inférieur à parois sinueuses, et l'on ne peut constater qu'une différence assez faible entre celui qui a été à l'ombre et celui qui était exposé à la lumière directe. Au contraire, pour l'épiderme supérieur, les parois des cellules sont au soleil peu sinueuses chez le *Cerasus arduennensis* (pl. XI, fig. 39 et 40), presque complètement rectilignes chez le *Calycanthus occidentalis;* à l'ombre, pour l'un comme pour l'autre, elles présentent des sinuosités nombreuses.

Enfin le *Tussilago Farfara* (pl. X, fig. 25 et 26) est encore un exemple où les différences entre la feuille ensoleillée et la feuille ombragée atteignent un très haut degré. Les parois qui séparent deux cellules voisines de l'épiderme supérieur sont au soleil presque complètement planes; peu d'entre elles présentent une légère courbure. Au contraire, à l'ombre, ces mêmes parois sont extrêmement sinueuses.

De telles différences, quand elles existent, se produisent dans le cours du développement de la feuille. Si l'on étudie, en effet, des feuilles de plus en plus âgées, on voit les différences augmenter avec l'âge. Par exemple, dans le *Mirabilis Wrightiana* les jeunes feuilles présentent à leurs épidermes des parois presque planes, et des différences faibles seulement entre les feuilles au soleil et les feuilles à l'ombre; mais dans les feuilles plus âgées, les cellules ont acquis de plus grandes dimensions et les phénomènes d'accroissement se sont produits de telle sorte qu'à l'ombre les parois cellulaires sont devenues de plus en plus sinueuses, tandis qu'au soleil elles sont restées presque planes. Pour chacune des deux catégories de feuilles, d'ailleurs, les cellules épidermiques inférieures sont devenues sinueuses beaucoup plus tôt que les supérieures, et elles le sont aussi bien davantage. C'est ce que m'a fait voir l'étude de quatre

feuilles successives de *Mirabilis Wrightiana*, de trois feuilles différemment âgées de *Forsythia suspensa*.

Dans le *Lilium Martagon*, j'ai constaté entre les feuilles soumises à des éclairements divers une différence d'une autre sorte pour la forme des cellules épidermiques. Les deux épidermes sont formés de cellules sinueuses et allongées dans le sens de la plus grande dimension des feuilles. A l'ombre, bien que la feuille n'ait pas une surface plus grande qu'au soleil, les cellules épidermiques sont notablement plus allongées et plus étroites qu'au soleil, et cela pour l'un et l'autre épiderme.

Un certain nombre de plantes, les *Alstrœmeria*, l'*Allium ursinum*, l'*Eustrephus angustifolius*, diverses Graminées (1), présentent à la lumière leur limbe avec une orientation inverse de l'orientation normale. Par suite de la torsion de la feuille ou d'une autre cause, c'est leur face inférieure qui est tournée vers le haut et leur face supérieure vers le bas. Dans ce cas, les caractères des épidermes sont aussi changés. La face inférieure étant la plus éclairée, c'est elle qui possède des cellules épidermiques à parois rectilignes; la face supérieure, au contraire, située alors à l'ombre, présente des parois très ondulées.

On peut donc, d'après cela, dire que si des feuilles d'une même espèce croissent, les unes au soleil, les autres à l'ombre, les premières posséderont, en général, des cellules épidermiques à parois plus rectilignes; que, de plus, si les deux épidermes d'une feuille sont différents, l'un présentant des parois presque planes, l'autre des parois plus ou moins sinueuses, c'est ce dernier qui était le moins éclairé; en général, c'est un épiderme inférieur; dans quelques cas particuliers, cet épiderme moins éclairé est un épiderme supérieur.

Ce n'est pas seulement par la forme, c'est aussi par les

(1) Voy. L. Dufour, *Note sur les relations qui existent entre l'orientation des feuilles et leur structure anatomique* (*Bull. de la Soc. bot. de Fr.*, t. XXXIII, p. 268, séance du 28 mai 1886).

dimensions que les cellules épidermiques diffèrent suivant l'intensité de l'éclairement auquel les feuilles ont été exposées.

Considérons d'abord les dimensions parallèles au limbe, c'est-à-dire, si l'on veut, la surface que présentent les cellules quand on les regarde de face.

Il est facile d'évaluer le nombre de cellules qu'il y a par millimètre carré dans une portion d'épiderme en en faisant le dessin à la chambre claire. Je l'ai fait pour le *Faba vulgaris*, en choisissant pour toutes les feuilles ce fragment d'épiderme au milieu de la feuille en un endroit où il ne recouvrait pas de nervures, mais uniquement du parenchyme. J'ai trouvé, pour le nombre de cellules par millimètre carré, les chiffres suivants :

FABA VULGARIS

	Épiderme inférieur.		Épiderme inférieur.	
	Soleil.	Ombre.	Soleil.	Ombre.
	—	—	—	—
1.....	708	1051	378	745
2.....	829	1280	553	859
3.....	1150	1383	903	985
4.....	1202	1617	969	987
5.....	1517	3906	980	4026

Ce sont les échantillons dont j'ai déjà parlé qui m'ont fourni ces nombres.

Le tableau suivant donne les résultats d'une autre expérience :

	Épiderme supérieur.		Épiderme inférieur.	
	Soleil.	Ombre.	Soleil.	Ombre.
	—	—	—	—
1.....	305	302	197	206
2.....	409	652	406	531
3.....	700	985	750	1293
4.....	3500	3329	1751	3494

Ces deux expériences nous montrent que, pour l'un et l'autre épiderme, le nombre des cellules par millimètre carré est *plus grand* à l'ombre qu'au soleil; par conséquent, *les cellules ont au soleil une plus grande surface qu'à l'ombre.*

M. Mer (1) a déjà indiqué ce résultat pour le Lilas Varin.

Le *Circæa lutetiana* mène aux mêmes conclusions; la simple vue des dessins représentant l'épiderme inférieur des deux quatrièmes feuilles de l'expérience citée précédemment permet de s'en assurer (pl. IX, fig. 3 et 4). Un calcul identique à celui qui a été fait pour le *Faba vulgaris* indique qu'il y a au soleil 567 cellules par millimètre carré et 753 à l'ombre, la surface des cellules est donc $\frac{752}{567} = 1.3$ plus grand au soleil qu'à l'ombre.

Diverses autres plantes, *Hedera Regnoriana*, *Helianthus lætiflorus*, etc., présentent le même fait, comme le font voir les coupes transversales représentées dans les figures 13 et 14, 35 et 36.

Mais c'est surtout sur la dimension des cellules épidermiques dans le sens perpendiculaire au limbe que ces coupes donnent des renseignements précis.

Ainsi, sur une telle coupe de *Circæa lutetiana* (fig. 7 et 8), l'on voit que l'épiderme supérieur, le plus éclairé, possède des cellules plus hautes que l'épiderme inférieur qui reçoit une moindre lumière. Si l'on compare non plus les deux épidermes d'une même feuille, mais un même épiderme de deux feuilles qui se sont développées respectivement à la lumière diffuse et à la lumière directe, l'on constate (pl. IX, fig. 7 et 8) un résultat analogue, c'est-à-dire la feuille la plus éclairée possède des cellules plus hautes, et ceci est également vrai pour l'un et l'autre épiderme.

Ces différences de hauteur se manifestent, d'ailleurs, à des degrés très divers. Assez faibles chez le *Faba vulgaris* (fig. 15 et 16), l'*Hedera Regnoriana*, elles sont plus considérables chez l'*Helianthus lætiflorus* (fig. 35 et 36), le *Fragaria vesca* (fig. 37 et 38), le *Mirabilis Jalapa*, etc. Nous concluons donc :

Qu'au soleil, les cellules ont des parois plus sinueuses, des dimensions plus grandes, et parallèlement, et perpendiculairement à la surface du limbe.

(1) *Loc. cit.*

§ 3. — ÉPAISSEUR DES PAROIS DES CELLULES DE L'ÉPIDERME.

M. Stahl a déjà signalé qu'à l'ombre la cuticule des feuilles était moins épaisse qu'au soleil (1). Divers autres auteurs ont aussi indiqué que, dans certains cas, la cuticule était extrêmement épaisse; mais c'est surtout par rapport à la sécheresse du lieu habité par ces plantes qu'ils ont signalé ce fait. MM. Johow (2), Tschirch (3), Areschoug (4) et divers autres pensent que c'est un moyen pour diminuer la transpiration.

Ce même fait existe quand l'on compare deux plantes qui ont vécu dans des endroits également humides, par exemple dans des sols également arrosés, mais dont l'une recevait la lumière directe, tandis que l'autre était à l'ombre.

Que, toutes choses égales d'ailleurs, une feuille dont la cuticule est mince émette plus de vapeur d'eau qu'une feuille à épaisse cuticule, le fait est sans doute certain; que, d'autre part, dans un lieu très sec, une trop abondante respiration puisse devenir nuisible à la plante, c'est ce qui est très vraisemblable ; et alors il ne faut pas s'étonner que les plantes de stations sèches présentent une foule de dispositions ayant pour résultat de diminuer la transpiration, car des plantes ne les possédant pas ne tarderaient pas à périr.

Mais il n'en est pas moins vrai cependant que des plantes peuvent avoir une cuticule plus épaisse et néanmoins transpirer davantage. C'est un fait bien connu qu'une plante émet au soleil une quantité de vapeur d'eau beaucoup plus considérable qu'à l'ombre. Et cependant si l'on compare les cuticules des feuilles s'étant respectivement développées dans ces conditions, on trouve que les premières présentent leur cuticule plus développée que les secondes.

C'est un fait que j'ai constaté, et dans les plantes que j'ai

(1) *Loc. cit.*

(2) *Ueber die Beziehungen einiger Eigenschaften der Laubblätter zu den Standorts Verhältnissen* (*Jahrb. für wissensch. Botanik*, t. XV, 2e fasc., p. 282 à 310).

(3) *Loc. cit.*

(4) *Loc. cit.*

fait pousser à des éclairements différents et dans celles que j'ai simplement rencontrées dans la nature exposées à des intensités lumineuses diverses.

Par exemple, des coupes transversales de limbe de *Faba vulgaris* (fig. 15 et 16) montrent qu'au soleil l'épiderme inférieur présente une cuticule un peu plus épaisse qu'à l'ombre; il en est de même pour l'épiderme supérieur, et même la différence y est plus marquée.

On constate le même fait chez l'*Helianthus lætiflorus* (fig. 35 et 36), le *Solidago canadensis* (fig. 49 et 50).

Cette différence se rencontre à un degré très élevé chez le *Ligustrum vulgare* (fig. 31 et 32) et l'*Hedera Regnoriana* (fig. 9 à 14). Elle existe déjà à l'épiderme inférieur; mais, à l'épiderme supérieur, la cuticule est au soleil deux ou trois fois plus épaisse qu'à l'ombre.

Ce n'est pas seulement la paroi externe des cellules épidermiques qui offre une épaisseur variable suivant l'éclairement; les parois latérales qui séparent les cellules voisines sont aussi plus épaisses à la lumière directe qu'à la lumière diffuse. Les figures 19 et 20, 23 et 24 le montrent nettement pour le *Ziziphus chinensis*. Les parois latérales des cellules de l'épiderme inférieur sont notablement plus épaisses au soleil qu'à l'ombre; cette différence est plus accentuée encore pour l'épiderme supérieur. On voit même qu'ici, si l'on compare à ce point de vue l'épiderme supérieur de la feuille à l'ombre et l'épiderme inférieur de la feuille au soleil, c'est ce dernier qui présente des parois plus épaisses. Les feuilles comparées ont été choisies l'une en pleine lumière à l'extérieur de l'arbre, l'autre tout à fait à l'intérieur, aussi peu éclairée que possible; cette dernière pouvait donc, même sur sa face supérieure, être beaucoup moins éclairée par la lumière diffuse, même que la face inférieure de l'autre feuille.

J'ai constaté des différences du même genre chez diverses autres plantes et, en particulier, chez le *Buxus sempervirens* où elles sont très nettes (fig. 27 et 28, 29 et 30). Par conséquent, en résumé :

Au soleil les parois externes et les parois latérales des cellules sont plus épaisses qu'à l'ombre. La cuticule est beaucoup plus développée.

CHAPITRE II

MÉSOPHYLLE

§ 1er. — APPAREIL ASSIMILATEUR.

Comme on l'a vu dans l'historique, c'est le mésophylle qui a été jusqu'ici le plus étudié par MM. Pick (1), Stahl (2), et ces diverses recherches ont conduit à cette même conclusion que le tissu chlorophyllien par excellence, le tissu en palissade, est notablement plus développé au soleil qu'à l'ombre. Aux données de tous ces auteurs, je désire en ajouter quelques-unes qui montreront que les différences entre les deux sortes de feuilles peuvent se produire à des degrés divers.

1° *Circæa lutetiana.* — Sur une coupe transversale de la feuille adulte qui s'est développée à l'ombre (fig. 8), on trouve au-dessous de l'épiderme supérieur une assise de cellules en palissade dont la hauteur égale environ deux fois la largeur. Au-dessous vient une seconde assise dont les cellules sont à peu près isodiamétriques et ont les parois un peu courbes, de sorte que ces cellules, au lieu d'être étroitement unies comme celles de l'assise supérieure, laissent entre elles de petits méats. Il existe enfin trois ou quatre assises dont les cellules arrondies ou même allongées parallèlement au limbe constituent le parenchyme lacuneux.

Pour la feuille qui a grandi au soleil (fig. 7), la première assise sous-épidermique est constituée aussi par des cellules en palissade; elles sont à la fois plus larges et plus hautes que dans la feuille précédente, et le rapport de leur hauteur à leur

(1) *Loc. cit.*
(2) *Loc. cit.*

largeur est à peu près aussi égal à deux. Mais c'est la seconde assise qui présente les plus grandes différences si on la compare à celle de la feuille à l'ombre. Au soleil, en effet, elle est constituée par des cellules dont la plus grande dimension est perpendiculaire au limbe, et qui forment, par suite, une seconde rangée de cellules palissadiques. Elles se touchent entre elles à leur partie supérieure, mais à leur autre extrémité s'écartent un peu les unes des autres. Le parenchyme lacuneux est ensuite formé par trois assises de cellules arrondies laissant entre elles de grands espaces aérifères. Leurs dimensions sont plus grandes que celles de la feuille précédente.

2° *Helianthus lætiflorus*. — Chez cette plante (pl. XI, fig. 35 et 36), le parenchyme en palissade n'est formé, de part et d'autre, que d'une seule assise cellulaire; les cellules qui le constituent sont un peu plus larges au soleil, mais c'est par leur hauteur qu'elles diffèrent le plus des cellules de l'autre feuille. Tandis qu'à l'ombre le rapport de leur hauteur à leur largeur est d'environ 3 1/2, au soleil ce rapport atteint presque 5.

Le tissu lacuneux qui vient ensuite est constitué par quatre assises de cellules dont la première ne laisse entre ses éléments que d'assez petits méats, mais dont les autres permettent l'existence d'espaces intercellulaires très volumineux. Dans la feuille au soleil, ce tissu présente une épaisseur totale plus grande et des cellules plus grosses que dans la feuille à l'ombre.

3° *Faba vulgaris*. — Au soleil comme à l'ombre, cette plante ne possède au-dessous de l'épiderme supérieur qu'une seule assise de cellules en palissade, un peu plus hautes cependant dans le premier cas. Après cette assise, la feuille qui a été à la lumière directe présente trois assises de cellules à peu près aussi hautes que larges, mais polyédriques et serrées l'une contre l'autre, tandis qu'à la lumière diffuse, ces mêmes assises sont constituées par des cellules arrondies laissant, par suite,

entre elles des méats aérifères. Enfin le reste du mésophylle est constitué, dans les deux sortes de feuilles, par quatre à cinq assises dont les cellules ressemblent à celles que je viens de décrire en dernier lieu (pl. IX, fig. 15 et 16).

Tels sont les résultats que fournissent des plantes que j'ai fait croître respectivement au soleil et à l'ombre. On arrive aux mêmes conclusions en se bornant à étudier des plantes cueillies dans la nature et exposées à des éclairements différents. En voici quelques exemples :

4° *Fragaria vesca*. — Les deux exemplaires que j'ai comparés ont été cueillis, l'un dans un endroit très ombragé d'un bois, l'autre dans une clairière assez étendue, et où il pouvait, par suite, recevoir pendant une assez grande partie de la journée la lumière directe du soleil.

Ce dernier, au-dessous de son épiderme supérieur à épaisse cuticule, présente *deux assises* de cellules en palissade. Ces cellules sont assez étroites et de trois à quatre fois plus hautes que larges ; l'ensemble de ces deux assises forme à peu près la moitié de l'épaisseur du mésophylle (pl. XI, fig. 37). La moitié inférieure est constituée par trois assises de cellules aux contours irréguliers, dont l'ensemble forme le parenchyme lacuneux.

Quant à l'autre feuille (fig. 38), elle présente un épiderme à cellules moins hautes, à cuticule moins épaisse que la précédente. De plus, elle possède *une seule assise* de cellules allongées perpendiculairement au limbe, et encore ces cellules sont-elles moins hautes et plus larges que celles que nous avons vues dans l'autre feuille, de sorte que cette dernière présente une épaisseur plus grande que la feuille à l'ombre.

5° *Hedera Regnoriana*. — Dans la feuille au soleil (fig. 9), il existe au-dessous de l'épiderme supérieur une première assise de cellules à peu près cubiques et étroitement serrées l'une contre l'autre. Ce n'est qu'ensuite qu'on aperçoit trois assises en palissade. Les deux premières sont formées de cellules très

hautes relativement à leur largeur, la troisième consiste en cellules moins hautes, plus larges, et aux parois moins rectilignes. Au-dessous sont disposées de petites cellules arrondies, très lâchement unies et laissant entre elles de très grands espaces intercellulaires. Enfin, à la face inférieure on retrouve deux assises de petites cellules cubiques ne laissant entre elles d'espaces aérifères qu'au-dessous des stomates.

La feuille à l'ombre est très différente de celle-ci (fig. 10). Correspondant à la première assise que nous avons signalée dans la première feuille, il en existe aussi une ici, mais ses éléments sont plus petits. Puis il n'y a que deux assises de cellules en palissade, et encore elles méritent à peine ce nom, car les cellules sont peu allongées. Vient enfin ce tissu très lacuneux que j'ai signalé dans la feuille précédente, mais qui ici occupe tout le reste de la feuille et se continue jusqu'à l'épiderme inférieur. L'épaisseur de la feuille à l'ombre est à peine la moitié de celle de la feuille au soleil.

6° *Ligustrum vulgare.* — Ici encore nous trouvons très accentuées les différences entre les deux sortes de feuilles. La première assise sous-épidermique consiste, au soleil (fig. 31), en cellules palissadiques extrêmement longues : sa hauteur constitue presque la moitié de l'épaisseur totale du limbe. La deuxième assise est aussi formée de palissades, mais notablement moins hautes. Le reste, le parenchyme lacuneux, compte de quatre à cinq assises de cellules aux contours arrondis.

A l'ombre (fig. 32) on ne peut guère compter qu'une seule assise de palissades ; la hauteur de ces palissades est environ moitié plus petite que dans la feuille précédente. La deuxième assise présente déjà des cellules encore un peu allongées, mais laissant entre elles de petits méats. Enfin les quatre autres assises constituent un tissu lacuneux ressemblant à celui de l'autre feuille.

On voit donc partout le même fait plus ou moins caractérisé : *le tissu en palissade est beaucoup plus développé au soleil qu'à l'ombre.*

Cette action de la lumière est encore rendue manifeste chez quelques plantes déjà citées, dont les feuilles, par suite du retournement du limbe, ont leur face inférieure plus éclairée que la supérieure. C'est la première seule qui présente un parenchyme palissadique nettement différencié. La figure 48 représente une coupe transversale d'une famille de l'*Eustrephus angustifolius*.

A cette étude du mésophylle des feuilles nous croyons devoir rattacher quelques données relatives à la tige de certaines plantes.

Ce sont habituellement les feuilles des végétaux qui jouent le rôle le plus important dans les phénomènes d'assimilation. Un tel rôle n'est qu'accessoire pour les tiges. Cependant, dans quelques cas, les tiges elles-mêmes participent plus largement à l'assimilation : c'est quand le feuillage est assez pauvre par suite du petit nombre des feuilles ou de la petitesse de leurs limbes.

M. Pick (1) a fait voir que, dans ces tiges, un certain nombre d'assises cellulaires de l'écorce, au lieu d'être formées par des cellules à peu près isodiamétriques, présentent des cellules allongées dans le sens radial, qui ont par suite la même forme que les cellules en palissade des feuilles et qui jouent le même rôle. Il cite, entre autres, le *Spartium junceum* et le *Jasminum fruticans*.

Dans le *Jasminum fruticans* les feuilles possèdent déjà au soleil un parenchyme palissadique beaucoup plus développé qu'à l'ombre. La différence dans les tiges existe dans le même sens.

La tige de cette plante est carrée, et chaque angle est occupé par un paquet de collenchyme. Au soleil (fig. 45), au-dessous de l'épiderme, il existe une ou deux assises de cellules qui sont plus allongées dans le sens tangentiel ; viennent ensuite plusieurs assises qui sont constituées par des

(1) *Beiträge zur Kenntniss des assimilirenden Gewebes armlaübiger Pflanzen* (*Inaug. Dissert.* Bonn, 1881).

cellules allongées, au contraire, dans le sens radial; ce sont elles qui constituent le parenchyme palissadiforme de la tige. Au-dessous enfin existe une dernière couche corticale qui ressemble à la plus extérieure. L'épaisseur de la seconde zone est à peu près la moitié de l'épaisseur totale de l'écorce.

A l'ombre (fig. 46), la structure est la même, et l'on distingue encore les trois zones corticales concentriques, mais leur développement relatif n'est pas le même; il n'y a pas de différence pour la région la plus externe, mais la seconde, la couche en palissade, est moins épaisse que dans le cas précédent, les cellules qui en forment les diverses assises étant moins allongées; son épaisseur n'est que le tiers de l'épaisseur totale. En revanche, la troisième assise est un peu plus développée. L'épaisseur totale est la même dans les deux cas.

Sur une coupe longitudinale (fig. 47) il est facile de s'assurer, en outre, du fait signalé par M. Pick relativement à l'orientation des palissades. Elles ne sont pas dirigées perpendiculairement à l'axe de la tige, elles lui sont obliques, l'extrémité la plus extérieure étant la plus éloignée du centre de la tige, c'est-à-dire que leur dimension la plus grande se trouve dans la direction de la lumière incidente.

Un second fait facile à constater aussi, c'est qu'une même tige qui est inégalement éclairée dans ses diverses régions, présente un parenchyme en palissade bien plus développé sur la face la plus éclairée : une branche horizontale, par exemple, présentera des palissades beaucoup plus nettes sur sa face tournée vers le ciel que sur celle qui regarde le sol.

La même série de faits existe dans le *Spartium junceum*. Le tissu en palissade commence immédiatement au-dessous de l'épiderme, et il est formé au soleil de cellules très allongées. A l'ombre, elles le sont beaucoup moins.

L'exemple de ces tiges et de diverses autres confirme pleinement les conclusions tirées de l'étude des feuilles, que le tissu en palissade est d'autant plus développé que l'éclairement est plus vif.

Tel est donc le résultat démontré. Mais ce résultat a été l'objet d'interprétations diverses. M. Stahl, le constatant, conclut simplement qu'il est dû à l'influence de la lumière. Il ne fait en quelque sorte qu'énoncer un résultat. Comme nous l'avons vu dans la partie historique de ce travail, M. Haberlandt a voulu aller plus loin et chercher une explication. Dans son Mémoire déjà cité, ce savant pose en principe que les produits d'assimilation doivent être enlevés des cellules assimilatrices par le plus court chemin possible. Et c'est ce principe qui lui sert à *expliquer* les structures variées qu'il constate dans le mésophylle des feuilles. Pour M. Haberlandt, montrer que la structure d'un tissu est telle qu'un résultat physiologique est atteint le mieux possible, c'est donner l'explication de cette structure.

Mais il n'est rien moins que démontré que, dans tous les cas, l'action fatale des lois naturelles produise une structure telle que, grâce à cette structure, une fonction physiologique soit exercée dans les conditions les plus favorables possibles. Et cela même le fût-il, que nous ne saurions admettre qu'une telle considération méritât véritablement le nom d'explication.

Expliquer un phénomène, c'est trouver les causes qui l'ont produit, c'est faire voir, par exemple, qu'en vertu de propriétés connues de substances qui se sont trouvées en présence, en vertu de l'action connue des agents physiques sur ces substances, le phénomène devait se produire tel qu'il s'est en effet produit.

Nous devons à Claude Bernard d'avoir fait entrer dans la science ce principe que les phénomènes qui se produisent dans les êtres vivants ne sont pas plus capricieux, plus livrés au hasard que ceux de la nature morte; que, comme ces derniers, les premiers sont régis par des lois rigoureuses ne comportant jamais d'exception. Si parfois l'on croit constater une exception, c'est qu'un élément du problème est différent, une circonstance est changée et, par suite, l'exception n'est qu'apparente. C'est seulement quand on connaît tous les éléments qui concourent à produire un phénomène, quand on

a démontré dans quelles circonstances précises ce phénomène se reproduit toujours identique à lui-même, que l'on a donné l'explication complète de ce phénomène.

Un fait anatomique aussi complexe que la structure d'un tissu, n'est que le dernier anneau d'une chaîne de phénomènes dont chacun est produit par le jeu des forces physico-chimiques. Ce n'est que si l'on a montré comment ces anneaux successifs sont liés les uns aux autres, c'est-à-dire comment chacun des phénomènes, qui est produit fatalement par le précédent, est non moins fatalement la cause du suivant, que l'on peut se flatter d'avoir fourni l'explication complète de cette structure.

Cette manière de rendre compte des faits est ce que M. Haberlandt lui-même appelle l'*explication mécanique* de la structure ; il l'oppose à son mode d'explication, qu'il appelle l'*explication physiologique*. Nous croyons avoir démontré que la première seule est une véritable explication.

Assurément le sucre qu'emmagasine un tubercule de betterave est utilisé ultérieurement pour le développement de la plante. Mais ce n'est pas rendre compte de la formation de ce sucre que de dire qu'il se forme *afin que* la betterave ait des aliments de réserve pour l'année suivante.

Dans un mémoire récent (1), M. Haberlandt insiste sur son principe du transport des substances par le plus court chemin possible. Il donne dans ce travail quelques figures montrant un tissu palissadiforme plus développé au soleil qu'à l'ombre. Néanmoins, pour lui, la lumière n'exerce pas une influence directe sur la structure de ce tissu. Et, à l'appui de son dire, il signale une série de structures dans lesquelles les cellules assimilatrices ne sont pas allongées perpendiculairement à la surface de la feuille, mais groupées radialement autour des faisceaux, de manière à y conduire rapidement les matières assimilées, et il considère toutes ces dispositions comme contredisant formellement les opinions de M. Stahl.

(1) *Ueber das Assimilationssystem* (*Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft*, 4e année, 1886, p. 206 et suiv.).

M. Heinricher, dans le mémoire déjà cité, partage l'opinion de M. Haberlandt, et il cherche en particulier à combattre certaines interprétations de M. Pick. Nous avons vu que c'est ce dernier savant qui a signalé l'obliquité des palissades dans l'écorce de certaines tiges, et qu'il trouve dans ce fait une preuve de l'influence de la lumière sur le tissu assimilateur dont les éléments tendent à prendre une forme allongée dans la direction de la lumière incidente.

Tout autre, d'après M. Heinricher, devrait être l'explication de cette obliquité : une telle orientation serait l'effet d'une cause purement mécanique, elle serait due à l'allongement considérable des tissus voisins, allongement qui aurait pour résultat de déranger la position primitive des cellules en palissade ; et, ce qui paraît appuyer cette idée, c'est que c'est surtout dans le voisinage de tissus dont les éléments présentent une direction particulière d'allongement, par exemple, dans le voisinage des faisceaux, que l'on constate de semblables déviations.

Il n'est pas impossible que parfois le mode de développement de certains tissus puisse produire un tel résultat; mais il ne nous paraît pas démontré que cette explication soit partout acceptable. N'avons-nous pas vu que dans les tiges la direction des palissades est telle que c'est l'extrémité la plus élevée des cellules qui est la plus éloignée de l'axe de la tige ? Or, les faisceaux se trouvant à l'intérieur de l'écorce, si l'explication de M. Heinricher était exacte, ne serait-ce pas, au contraire, l'extrémité la plus voisine de ces faisceaux qui devrait être relevée davantage ?

Quoi qu'il en soit, il n'en reste pas moins démontré ce fait qu'à une plus vive lumière le tissu palissadique est plus développé qu'à un moindre éclairement. Énoncer ce résultat et dire qu'il est dû à la différence d'intensité lumineuse, ce n'est pas faire une théorie, c'est simplement constater un fait. Il n'est donc pas très rigoureux d'employer, comme le fait M. Haberlandt, le mot de *théorie* en parlant des travaux de M. Stahl.

Comment la lumière agit-elle pour produire l'effet constaté?

Par quel enchaînement de faits arrive-t-il que finalement au soleil les cellules chlorophylliennes sont plus allongées qu'à l'ombre? C'est ce que nous ignorons complètement. Mais, quelle que soit la réponse à ces questions, le fait démontré n'en subsiste pas moins, et si c'est avancer l'étude d'un phénomène que d'indiquer l'influence d'une cause sur l'intensité de ce phénomène, M. Stahl aura le mérite d'avoir fait faire un pas à nos connaissances en ce qui concerne le développement du parenchyme en palissade.

Ce savant n'a jamais prétendu que toujours les cellules chlorophylliennes devaient être, soit perpendiculaires à la surface de l'organe qui les porte, soit allongées dans la direction de la lumière incidente. Par suite, les dispositions variées que signale M. Haberlandt, et qu'il donne comme en opposition avec les opinions de M. Stahl, ne peuvent avoir la portée qu'il leur attribue.

M. Stahl (1) a essayé de trouver une explication des modifications de structure qu'il a signalées en suivant le développement de feuilles croissant respectivement au soleil et à l'ombre. Nous savons que pour lui les feuilles sont plus grandes à l'ombre. Aussi pense-t-il que les nervures acquérant à l'ombre une plus grande longueur, les cellules parenchymateuses de la feuille sont amenées à se tendre, à s'allonger surtout dans les directions parallèles à la surface du limbe, et, par suite, deviennent des cellules aplaties, tandis que lorsqu'au soleil les nervures s'allongent moins, les cellules du parenchyme peuvent croître davantage perpendiculairement à la surface de la feuille, et, par suite, former des palissades.

Assurément les nervures ont leurs éléments allongés dans le sens de la plus grande dimension de la feuille; mais ce n'est point une raison suffisante pour affirmer que ce sont ces nervures qui jouent un rôle prépondérant dans l'accroissement en surface de la feuille. D'ailleurs, nous pensons avoir précédemment démontré que c'est au soleil que les feuilles acquièrent

(1) *Loc. cit.*

une plus grande surface. Par suite, nous ne pouvons considérer comme justifiée l'explication de M. Stahl.

M. Grosglik (1), pour arriver à connaître l'influence de la lumière sur le développement du parenchyme assimilateur, a suivi la marche de la différenciation de ce tissu dans les feuilles d'*Eucalyptus globulus*. Au début, la jeune feuille encore enveloppée dans le bourgeon est formée de cellules toutes semblables, un peu plus hautes que larges, qui constituent ce que l'auteur appelle le *mésophylle primitif*. Plus tard, quand la feuille non encore épanouie et disposée verticalement à la partie externe du bourgeon, présente sa face inférieure directement exposée à la lumière, c'est uniquement sur cette face qu'apparaît du tissu en palissade. Puis, la feuille, se déployant, atteint une position où les deux faces reçoivent à peu près la même quantité de lumière, et toutes les deux alors possèdent du parenchyme palissadiforme. Ce n'est que plus tard enfin, quand la feuille devient horizontale et acquiert son orientation définitive, que les palissades s'allongent à la face supérieure, tandis que les cellules de la face inférieure s'arrondissent, s'éloignent les unes des autres, et que, de la sorte, se constitue le parenchyme lacuneux. Quand les feuilles d'*Eucalyptus* restent verticales, elles conservent sur leurs deux faces des cellules allongées perpendiculairement à la surface du limbe.

A ces observations, l'auteur a ajouté quelques expériences : une très jeune feuille maintenue horizontalement ne forma de parenchyme palissadique qu'à sa face supérieure, tandis que la feuille opposée, laissée libre et encore verticale au moment de l'examen microscopique, présentait un tel tissu sur ses deux faces; une autre feuille fut maintenue verticale, et sa structure resta symétrique, tandis que la feuille opposée, devenue horizontale, possédait la structure habituelle.

En somme, il nous semble amplement démontré que l'*influence d'une vive lumière a pour effet le développement bien*

(1) *Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Entwickelung des Assimilationsgewebes* (*Botan. Centralblatt.*, t. XX, n° 12).

plus abondant du tissu en palissade; mais nous ne pouvons nous prononcer actuellement sur la succession des phénomènes intimes grâce auxquels ce résultat est atteint.

§ 2. — APPAREIL CONDUCTEUR ET APPAREIL DE SOUTIEN.

Nous avons signalé plus haut qu'au soleil les feuilles sont plus épaisses qu'à l'ombre, et que les nervures, plus grosses dans le premier cas, font saillie sur la face inférieure beaucoup plus que dans le second. Les figures 33 et 49, comparées aux figures 34 et 50, mettent le fait nettement en évidence, et elles font voir que la différence tient en majeure partie aux degrés divers de développement de l'appareil libéro-ligneux.

1° *Ligustrum vulgare*. — Dans la feuille située au soleil (pl. 11, fig. 33), le bois du faisceau constitue un arc très large et très épais. Les vaisseaux sont disposés en files radiales plus ou moins régulières, séparées en plusieurs endroits par des files de cellules de parenchyme. Sur chacune de ces bandes de vaisseaux, il y en a environ de cinq à huit, et la coupe transversale en présente en tout environ quatre-vingts.

A l'ombre (fig. 34), les vaisseaux forment une bande rectiligne assez étroite, qui contient, dans le sens de son épaisseur, deux vaisseaux, trois au plus, et le nombre total de ces vaisseaux n'atteint pas trente.

Ces organes, si on les compare dans les deux sortes de feuilles, ne diffèrent pas seulement par le nombre, mais aussi par le calibre et par l'épaisseur de leurs parois. Les vaisseaux les plus larges présentent, comme il est facile de le voir sur les figures, un plus grand diamètre au soleil qu'à l'ombre, et aussi des parois plus épaisses.

Ces différences dans le bois du faisceau montrent que deux résultats sont au soleil atteints à un degré plus élevé. Le plus grand nombre des vaisseaux et leur plus grand calibre sont l'indice d'un système conducteur plus développé. La plus grande épaisseur des parois produit un développement plus considérable du système de soutien.

On trouve pour le liber du faisceau la même différence que pour le bois; sur une coupe transversale, il occupe au soleil une plus grande étendue. On conçoit facilement que les deux systèmes conducteurs, vaisseaux du bois et vaisseaux du liber, doivent présenter un développement parallèle. Quant aux éléments libériens eux-mêmes, ils sont sensiblement de même taille dans un cas comme dans l'autre.

Le péricycle ne présente aucune particularité qui mérite d'être notée. Il n'est pas sclérifié.

L'endoderme ne se distingue pas très nettement des cellules qui l'entourent extérieurement; ses cellules sont cependant de taille plus petite. Enfin les zones situées entre les épidermes des nervures et l'endoderme sont formées de grandes cellules arrondies disposées en files radiales et en files concentriques assez peu régulières. Celle de ces zones située au dos du faisceau est plus large au soleil.

Les épidermes des nervures diffèrent peu entre eux. Ils sont constitués par des cellules allongées dans le sens de la nervure, mais qui, sur une coupe transversale, ont un diamètre moindre que les cellules épidermiques voisines qui recouvrent des régions uniquement parenchymateuses. Les cuticules de ces épidermes sont au soleil un peu plus épaisses.

L'ensemble constitue des nervures qui ont au soleil un diamètre notablement plus considérable qu'à l'ombre.

Les coupes transversales ont été faites au même niveau pour les deux feuilles comparées, vers le milieu de la feuille.

2° *Solidago canadensis*. — On retrouve dans cette plante (pl. 13, fig. 49 et 50) les mêmes différences que dans la précédente. Il y a au soleil presque le double de vaisseaux; ils sont plus larges, et leurs parois sont généralement plus épaisses. Le liber présente aussi un plus grand développement; il en est de même pour les parties parenchymateuses, de sorte qu'en définitive la nervure possède un plus grand diamètre.

On remarque, en outre, que les cellules épidermiques sont un peu plus hautes et possèdent une cuticule plus épaisse.

J'ai constaté ces mêmes résultats plus ou moins accentués chez les diverses plantes que j'ai étudiées; je citerai en particulier *Helianthus lætiflorus*, *Circæa lutetiana*, *Fragaria vesca*, etc. Les figures 51 et 52 représentent les dimensions relatives du faisceau médian dans les feuilles de *Boltonia glastifolia*, prises respectivement au soleil et à l'ombre. Ces coupes sont faites à la base de la huitième feuille des échantillons sur lesquels j'ai étudié précédemment (p. 344) la surface des feuilles. On voit que les différences entre les deux sortes de feuilles sont parfois très grandes.

Ainsi donc, *système conducteur représenté par les vaisseaux du bois et les vaisseaux du liber, système de soutien représenté par les parois lignifiées des vaisseaux du bois, présentent un plus grand développement au soleil qu'à l'ombre.*

Quelquefois les tissus de soutien présentent, suivant l'éclairement auquel ont été soumises les diverses feuilles, des différences particulièrement nettes.

Ainsi, dans le pétiole du *Marsilia elata* (pl. 12, fig. 41 et 42), il existe une assise endodermique continue très facile à reconnaître, à cause des plissements que présentent les parois radiales des cellules qui la composent. A l'extérieur de cet endoderme est une écorce dont la zone la plus interne, de cinq à six assises, est formée par des cellules polygonales ou arrondies, ne laissant entre elles que de petits méats; puis viennent de grandes lacunes aérifères, séparées les unes des autres généralement par une file unique de cellules qui vont rejoindre une autre zone corticale plus externe formée comme la première.

Dans la feuille à l'ombre (fig. 42), toutes les cellules de l'écorce sont à minces parois; au contraire, la feuille au soleil (fig. 41) présente dans la zone la plus interne de son écorce deux à trois assises formées de cellules dont les parois ont acquis une assez grande épaisseur, de sôrte qu'*au soleil se forme un anneau de soutien qui fait complètement défaut à l'ombre.*

Nous venons de voir que déjà dans la feuille l'appareil conducteur et l'appareil de soutien sont plus développés au soleil qu'à l'ombre. Or ne peut-on pas dire, sans bien entendu donner à cet énoncé un sens trop absolu, que dans la feuille ces deux appareils ne sont que secondaires, tandis que dans la tige ils ont, au contraire, l'importance prépondérante? Aussi me suis-je adressé à diverses tiges pour étudier le développement divers de ces appareils, suivant l'éclairement.

En particulier, voici des résultats que j'ai trouvés sur le *Ligustrum vulgare*.

Deux pieds plantés respectivement au soleil et à l'ombre à la fin de l'hiver, alors qu'ils ne présentaient encore qu'une tige de 2 à 3 centimètres, ont été arrachés au milieu du mois d'août suivant. Chacun était alors formé de plusieurs pousses, et la plus grande avait au soleil 44 centimètres, à l'ombre 36 seulement. Les diamètres, évalués en divisions de mon micromètre oculaire, étaient les suivants :

	Soleil.	Ombre.	Rapport.
1. Pour un jeune entre-nœud (sixième avant le dernier).....	80	70	1,14
2. Pour le plus âgé des entre-nœuds.....	137	92	1,5

Les diverses régions de la tige présentaient les épaisseurs suivantes :

		Soleil.	Ombre.	Rapport.
1.	Écorce.....	22	22	1,0
	Anneau fibro-vasculaire (1).	26	16	1,5
	Moelle.....	32	32	1,0
2.	Écorce.....	30	22	1,4
	Anneau fibro-vasculaire....	72	36	2,0
	Moelle.....	35	34	1,5

On voit que pour le jeune entre-nœud, écorce et moelle ont la même épaisseur. dans les deux exemplaires comparés, et que la différence des diamètres est due à la différence de l'an-

(1) Je désigne par ce mot l'anneau formé par l'ensemble du péricycle sclérifié et du système libéro-ligneux.

neau fibro-vasculaire, qui est une fois et demie plus épais dans un cas que dans l'autre. Pour l'entre-nœud plus âgé, le développement plus considérable au soleil a porté à la fois sur les trois zones que nous avons distinguées; moelle et écorce ont à l'ombre sensiblement la même épaisseur que pour le jeune entre-nœud; au soleil, la moelle a peu augmenté, l'accroissement de l'écorce est bien plus marqué. Mais c'est pour l'anneau fibro-vasculaire que la différence est la plus grande; le rapport, qui n'était que 1 1/2, est devenu égal à 2. A des tiges plus longues et plus grosses, à des feuilles plus nombreuses et plus grandes, comme je m'en suis assuré, correspond un appareil de transport et de soutien plus développé.

Dans d'autres tiges, c'est dans une région différente que réside surtout l'appareil de soutien. On connaît, par exemple, ces paquets de collenchyme qui se trouvent aux quatre angles de la tige des Labiées. J'ai comparé le développement de ce tissu dans des tiges qui avaient poussé respectivement au soleil et à l'ombre, et les figures 43 et 44 représentent le résultat de cette comparaison pour le *Glechoma hederacea*.

Au soleil, la tige avait un diamètre notablement plus grand, et ses angles étaient relativement plus saillants qu'à l'ombre; on voit sur les figures combien la paroi externe des cellules épidermiques est plus épaisse dans la tige plus éclairée, et aussi combien le cordon collenchymateux est plus développé.

Le résultat est donc toujours le même, quelle que soit la région de la tige occupée par l'appareil squelettique, et quelle que soit la constitution particulière de cet appareil.

Conclusion : *Au soleil l'appareil de transport et l'appareil de soutien présentent un plus grand développement qu'à l'ombre.*

§ 3. — APPAREIL SÉCRÉTEUR.

J'ai étudié cet appareil dans des tiges et dans des feuilles, et les deux sortes d'organes m'ont fourni le même résultat. Le degré de développement de cet appareil est un peu différent, suivant l'intensité de l'éclairement. La différence n'est pas très

considérable, mais elle existe cependant. Et même elle se manifeste alors que la plante n'a encore acquis qu'un développement assez faible.

Ainsi, j'ai fait germer des graines de *Pinus Pinaster* respectivement au soleil et à l'ombre, et j'ai examiné les plantules alors que les cotylédons seuls avaient acquis toute leur taille; les feuilles suivantes étaient encore très petites quand j'ai mis fin à l'expérience. Au soleil, conformément aux résultats déjà énoncés, la plante était plus vigoureuse; la tige était plus grosse, les cotylédons plus longs, il y avait déjà un plus grand nombre de feuilles.

J'ai comparé le système sécréteur de la tige hypocotylée de ces plantes. Il n'y a guère de différence pour les canaux qui existent dans le bois des faisceaux; mais ceux de l'écorce en présentent une plus appréciable. J'en ai constaté de vingt à vingt-cinq dans le parenchyme cortical, situés à trois ou quatre assises cellulaires au-dessous de l'épiderme; il y en avait deux ou trois de plus dans les échantillons qui avaient poussé au soleil. La plus grande différence ne consiste pas dans cette faible différence de nombre, mais dans la différence de diamètre de ces canaux et dans les cellules qui contribuent à les former. Tous les canaux d'un même exemplaire ne sont évidemment pas tous de la même taille; mais en comparant ceux qui dans les coupes transversales des deux catégories de plantes sont les plus gros, on arrive à constater des différences appréciables. Les figures 53 et 54 représentent deux de ces canaux. On voit que, même pour ces jeunes plantes, au soleil les canaux sécréteurs ont un plus grand diamètre qu'à l'ombre, et il y a plus de cellules pour les constituer; ailleurs, j'ai pu constater que les cellules étaient à peu près en même nombre dans les deux cas, mais qu'alors celles à l'ombre étaient plus petites. Ces résultats dépendent évidemment des cloisonnements cellulaires qui se sont produits en plus ou moins grand nombre, mais le résultat commun est que, dans leur totalité, les cellules qui bordent le canal présentent en coupe une plus grande surface dans la plante au soleil, ont un volume plus

considérable et peuvent déverser dans un canal plus large des produits plus abondants.

Je prendrai comme second exemple la feuille du *Boltonia glastifolia*.

Les feuilles de cette plante s'insèrent sur la tige par un pétiole large et aplati. C'est dans cette région basilaire que j'ai comparé les canaux sécréteurs. Au dos de chacun des faisceaux, sur sa ligne médiane, se trouve un canal sécréteur formé dans l'écorce. Dans certaines feuilles, pas dans toutes, le faisceau médian est accompagné de deux autres canaux sécréteurs situés de chaque côté du premier.

La figure 51 représente pour la feuille au soleil les canaux sécréteurs de ce faisceau médian; je n'ai figuré que l'un des canaux latéraux. La feuille correspondante à l'ombre ne contenait qu'un seul canal au dos du faisceau libéro-ligneux (fig. 52). De plus, même en ne comparant entre eux que les canaux placés juste au dos des faisceaux, on constate une différence très appréciable; au soleil le canal a un diamètre notablement plus grand, et il est bordé par des cellules un peu plus grosses. Les canaux sécréteurs du *Solidago canadensis* (fig. 49 et 50) donnent lieu aux mêmes remarques.

Nous pouvons donc conclure qu'*au soleil les canaux sécréteurs sont plus grands qu'à l'ombre.*

CHAPITRE III

CONTENU CELLULAIRE

Nous n'avons pas l'intention d'étudier ici en détail les diverses matières qui contiennent les cellules soit de l'épiderme, soit du mésophylle. Mais nous tenons à signaler différents cas dans lesquels certaines substances se sont montrées en beaucoup plus grande abondance au soleil qu'à l'ombre.

1° *Amidon.* — Si l'on compare des feuilles qui ont poussé respectivement à une vive lumière et à la lumière diffuse, l'on

constate généralement que, dans le premier cas la quantité d'amidon que contient la feuille est plus considérable. La chose facile à voir dans le limbe se constate cependant beaucoup mieux dans le pétiole. En particulier parmi les plantes qui m'ont fourni ce résultat de la façon la plus nette, je citerai : *Circæa lutetiana*, *Mirabilis Jalapa*, *Fragaria vesca*, *Faba vulgaris*.

J'ajouterai que les tiges présentent, comme il était facile de le prévoir, la même différence pour le contenu amylifère. Ainsi on ne constate qu'une quantité assez faible d'amidon dans la moelle et dans l'écorce de la tige de *Mirabilis Jalapa* qui s'est développée à l'ombre; il y en a au contraire une quantité considérable dans la tige qui a grandi en pleine lumière; les cellules de la moelle en sont bourrées; l'écorce en contient relativement moins. Il y en a cependant beaucoup encore et d'autant plus que l'on considère une assise cellulaire plus interne. La dernière assise de l'écorce, l'endoderme, se montre ici d'une façon très nette avec le caractère qui lui a fait donner le qualificatif d'*assise amylifère;* chacune de ces cellules contient beaucoup d'amidon. Et, ce qui présente un certain intérêt, l'amidon de cet endoderme est concentré presque exclusivement du côté de la cellule le plus interne, celui qui est, par suite, le plus rapproché des faisceaux. Y aurait-il dans ce fait une indication de la marche suivie par les produits d'assimilation qui cheminent dans la zone conductrice de la tige et de là se répandent, d'une part dans la moelle, qui, nous l'avons dit, est bourrée d'amidon, et d'autre part, dans l'écorce, qui en contient moins dans sa région la plus externe que dans l'interne ? Nous n'avons pas ici à résoudre cette question. Nous ajouterons que les rayons médullaires ne contiennent qu'une quantité très faible d'amidon.

2° *Chlorophylle.*— M. Wiesner (1) a fait voir qu'une lumière extrêmement intense est défavorable à l'existence de la chlorophylle. Mais lorsqu'il ne s'agit que d'éclairements tels qu'il

(1) *Loc. cit.*

en existe dans la nature, la chlorophylle est plus abondante dans les feuilles qui se sont développées au soleil que dans celles qui ont crû à l'ombre.

J'ai, dans la première partie de ce travail, indiqué que le fait est facile à se constater à première vue par la couleur vert sombre des premières et la teinte vert clair, parfois même jaunâtre des secondes. C'est dans le parenchyme en palissade que se rencontre plus abondamment la chlorophylle; au soleil, ce tissu est plus développé qu'à l'ombre, et de plus les cellules y renferment des grains de chlorophylle plus pressés.

Le fait que, pour une même feuille, la face inférieure est généralement plus pâle et moins richement pourvue de chlorophylle est sans doute causé aussi par la différence d'éclairement des deux faces.

On sait qu'en général l'épiderme des feuilles des Phanérogames ne contient que peu de chlorophylle. M. Stöhr (1) a cependant fait voir que la présence de chlorophylle dans les épidermes était moins rare qu'on ne le pensait; mais la quantité cependant en est assez faible. Au contraire, chez les Fougères, végétaux de stations généralement ombragées, l'épiderme présente beaucoup de grains de chlorophylle. Il y a une autre circonstance dans laquelle la matière verte diminue dans le mésophylle pour augmenter dans l'épiderme : c'est lorsqu'une feuille se développe dans l'eau. C'est un résultat connu depuis longtemps déjà que les feuilles aquatiques présentent dans leur épiderme une quantité de grains de chlorophylle beaucoup plus considérable que les feuilles aériennes. Or ces deux sortes de feuilles reçoivent assurément des quantités de lumière bien différentes.

Mais il n'est pas nécessaire que les différences d'intensité lumineuse soient aussi grandes qu'elles peuvent l'être entre une feuille vivant à l'air et une feuille submergée pour qu'il se manifeste une différence appréciable dans la richesse en

(1) Stöhr, *Ueber Vorkommen von Chlorophyll in der Epidermis der Phanerogamen-Laubblätter* (*Sitzungsberichte der Kaiserlicher Academie der Wissenschaften in Wien*, t. LXXIX, 1879, p. 87-119).

contenu chlorophyllien des cellules épidermiques. On en constate, même entre des feuilles qui se sont développées à l'air, mais à des éclairements différents.

Je l'ai observé chez diverses Fougères : *Gymnogramma chrysophylla*, *Nephrodium molle*, et surtout chez le *Pteris aquilina*. Des feuilles de cette espèce qui étaient dans un endroit découvert d'un bois ne présentaient qu'une assez faible qnantité de grains de chlorophylle, tandis que d'autres, protégées par un couvert épais, possédaient un contenu chlorophyllien très abondant. Le même fait est plus difficile à mettre en évidence chez les Phanérogames dont l'épiderme ne contient jamais que peu de chlorophylle. J'ai cependant pu le constater en particulier chez le *Melampyrum pratense :* des pieds qui croissaient complètement à l'ombre, recouverts par des feuilles de Châtaignier, possédaient dans leur épiderme foliaire une assez grande quantité de grains de chlorophylle, tandis que d'autres pieds situés quelques pas plus loin, mais frappés directement par la lumière solaire, n'en présentaient que des traces.

On peut suivre dans les feuilles successives d'un bourgeon la manière dont la chlorophylle occupe les différentes régions de la feuille suivant l'éclairement de cette feuille. Les plus jeunes feuilles, c'est-à-dire les plus internes du bourgeon, sont incolores ou seulement légèrement jaunâtres. Les feuilles qui les recouvrent et non encore développées, disposées verticalement, sont formées d'un mésophylle à cellules à peu près semblables et isodiamétriques, mais c'est la face inférieure, la plus éclairée, qui présente le contenu chlorophyllien le plus abondant. Ce contenu va en augmentant, quand les cellules qui confinent à l'épiderme inférieur s'allongent perpendiculairement au limbe, prenant un peu de la sorte le caractère de cellules en palissade, tandis qu'à la face supérieure, actuellement interne, les cellules sont cubiques. Mais à mesure que la feuille se développe, se déploie, les deux faces tendent d'abord à recevoir la même quantité de lumière, puis la supérieure en reçoit davantage. Sa richesse en chlorophylle augmente alors beaucoup, ses cellules prennent leur forme

allongée caractéristique, tandis qu'à la face inférieure, les cellules s'écartent les unes des autres, constituent le parenchyme lacuneux et s'appauvrissent graduellement en chlorophylle. J'ai observé ces faits en particulier dans des germinations de *Cucurbita Pepo*. Les feuilles présentaient ce que je viens de décrire ; les cotylédons possédaient à leur face supérieure de deux à trois assises de cellules plus allongées que les cellules plus internes, et la richesse en chlorophylle de ces assises successives diminuait à mesure qu'elles étaient plus éloignées de l'épiderme supérieur.

3° *Matière colorante rouge.* — J'ai mentionné déjà ce fait que les organes les plus divers, racines, tiges, feuilles peuvent parfois à la lumière développer dans leurs cellules une substance qui donne à l'organe une couleur rougeâtre. J'ai indiqué que, tandis qu'au soleil cette substance est très abondante, elle est, à l'ombre, très rare, ou même n'existe pas du tout. Un même organe dont les diverses parties sont différemment éclairées produit cette matière ou bien exclusivement, ou bien en plus grande abondance sur sa face frappée directement pour la lumière solaire. Cette substance n'existe jamais que dans les assises cellulaires les plus externes de l'organe considéré. Elle est tantôt épidermique, tantôt sous-épidermique.

4° *Oxalate de chaux.*—Les substances dont nous avons parlé d'abord, amidon et chlorophylle, sont en relation étroite avec les phénomènes d'assimilation des plantes. Les substances excrétées se présentent aussi plus abondantes dans les plantes qui ont vécu en pleine lumière. M. Rauwenhoff a montré (1) que l'oxalate de chaux se trouve en plus grande quantité dans les plantes vertes que dans les plantes étiolées. Quoique non étiolées, les plantes vertes qui croissent à l'ombre accomplissent leurs diverses fonctions d'assimilation et de désassimilation avec une moindre énergie que celles qui croissent

(1) *Causes des formes anormales des plantes qui croissent à l'obscurité* (*Annales des sciences naturelles*, 6e série, t. V, 1878).

au soleil. Aussi trouve-t-on plus d'oxalate de chaux dans ces dernières que dans les autres.

Par exemple, les feuilles d'*Hedera Regnoriana* qui étaient à l'ombre (fig. 10) présentent seulement çà et là une cellule contenant une mâcle d'oxalate de chaux. Celles, au contraire, qui ont été au soleil (fig. 9) présentent de telles cellules en plus grand nombre.

Dans le limbe de ces feuilles, c'est presque uniquement dans le parenchyme lacuneux que les cristaux se rencontrent ; ils sont, au contraire, en très petit nombre dans le tissu en palissade.

Les pétioles présentent, au point de vue du contenu en cristaux, la même différence que les limbes. Ceux à l'ombre n'en contiennent que peu, tandis que ceux au soleil en présentent beaucoup. Ils se rencontrent abondants dans la moelle et dans la zone la plus interne de l'écorce ; la zone externe, collenchymateuse n'en contient que fort peu.

En résumé, *les substances dont l'existence est liée intimement aux phénomènes d'assimilation (chlorophylle), les substances de réserve (amidon), les produits de désassimilation (oxalate de chaux) se forment en plus grande abondance au soleil qu'à l'ombre.*

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Nous avons étudié, dans les pages qui précèdent, les différences qui se produisent entre des plantes d'une même espèce qui ont poussé dans des conditions lumineuses diverses, les unes à une lumière assez faible, à l'ombre, les autres à une lumière plus vive, au soleil. Nous avons constaté entre les deux groupes d'individus des différences assez accentuées.

A un éclairement plus intense, la plante prend un développement bien plus considérable : elle acquiert une taille plus grande, elle se ramifie plus abondamment, sa tige principale et ses branches ont un plus grand diamètre que les parties

correspondantes de la même plante exposée à une lumière plus faible.

Ses feuilles arrivent aussi à des dimensions plus grandes, et cela, nous l'avons vu, dans tous les sens, en surface comme en épaisseur. Nous avons constaté que parfois la feuille pouvait acquérir une surface double de celle qu'elle atteint à l'ombre. Il en est de même pour l'épaisseur.

La floraison est plus hâtive et aussi plus abondante.

Enfin, tout ce développement plus vigoureux retentit même sur les parties des végétaux non exposées à la lumière, et en arrachant, au bout d'une période végétative, les plantes en expérience, l'on constate que les parties souterraines, racines ou rhizomes, ont des développements bien divers et correspondant à ceux des parties aériennes.

Si maintenant nous considérons la structure des plantes étudiées, nous verrons que ce que nous venons de dire pour les plantes entières ou leurs divers organes s'applique également à leurs tissus.

On sait que l'émission de vapeur d'eau par les végétaux est bien plus abondante au soleil qu'à l'ombre. Aussi les organes par lesquels se fait surtout cette émission augmentent en nombre avec l'éclairement. *Les stomates sont plus nombreux au soleil*, et cela, sur l'une des faces quand une seule en porte, sur toutes deux quand elles en possèdent l'une et l'autre; dans ce dernier cas, l'effet se fait sentir avec le plus d'intensité sur la face supérieure pour laquelle les différences d'éclairement sont plus considérables que pour l'autre face, entre une feuille développée au soleil et une développée à l'ombre.

Les divers éléments de l'épiderme sont plus développés au soleil : les cellules sont plus hautes, leurs parois latérales et externes sont plus épaisses; la cuticule, en particulier, l'est bien davantage. C'est en partie à ce revêtement épidermique plus résistant que les feuilles doivent de posséder au soleil une consistance plus ferme. En outre, *au soleil, les parois des cellules épidermiques sont beaucoup moins sinueuses qu'à l'ombre.*

Le fait que les plantes qui vivent au soleil acquièrent des dimensions plus considérables nous montre que les phénomènes d'assimilation s'y produisent avec une plus grande énergie. Aussi, le tissu qui joue le rôle prépondérant dans l'assimilation, *le parenchyme en palissade*, *présente un plus grand développement.* Par l'allongement plus grand de ses cellules ou la multiplication de leurs assises, par sa plus grande richesse en chlorophylle, qui donne à la feuille une couleur d'un vert beaucoup plus foncé, ce tissu est à même de remplir ses fonctions avec une plus vive intensité, et ceci se manifeste, *outre la plus grande abondance de chlorophylle*, *par un contenu amylifère plus considérable.*

Le tissu conducteur est aussi plus développé : il y a plus de substances élaborées, et plus de voies de communication pour en effectuer le transport ; *les vaisseaux sont plus nombreux et plus larges.*

Le tissu de soutien présente les mêmes caractères : *les divers éléments squelettiques*, *sclérenchyme*, *collenchyme*, etc., *plus développés*, assurent à une plante plus vigoureuse un soutien suffisant.

Enfin, des organes d'une autre nature présentent aussi un plus grand développement. De même que les phénomènes d'assimilation, les phénomènes de désassimilation sont plus intenses, de sorte qu'au soleil les organes de sécrétion, les *canaux sécréteurs*, par exemple, sont *plus gros* et se remplissent de matières éliminées plus abondantes. Certaines autres de ces substances, qui se déposent non dans des organes spécialisés, mais çà et là dans les cellules du mésophylle, l'*oxalate de chaux*, par exemple, donnent lieu à la même remarque.

En résumé, toutes choses égales d'ailleurs, *au soleil la plante est, dans toutes ses parties, plus vigoureuse qu'à l'ombre, et tous ses tissus acquièrent un développement plus considérable.*

Il n'est pas inutile de comparer cette conclusion générale

aux conclusions diverses énoncées par les savants qui se sont proposé de rechercher l'influence de la lumière sur ce que l'on désigne habituellement par assimilation du carbone. Cette assimilation est le résultat d'une succession de phénomènes dont le végétal est le siège et qui se manifestent à l'extérieur par ce fait que la plante enlève à l'air de l'acide carbonique et y émet de l'oxygène. C'est cette double action qui a été l'objet de recherches nombreuses, et les divers botanistes ne sont pas d'accord sur la relation qui existe entre son intensité et l'intensité de la lumière incidente.

M. Famintzin (1) est arrivé à cette conclusion qu'il y a pour l'émission d'oxygène une intensité lumineuse *optimum*, notablement inférieure à l'intensité solaire. Éclairée directement par le soleil, la plante dégagerait moins d'oxygène qu'à une certaine lumière plus faible.

M. Reinke (2), au contraire, affirme que le dégagement gazeux augmente toujours avec l'éclairement jusqu'à l'intensité produite par la lumière du soleil. En concentrant la lumière au moyen d'une lentille, il a même étudié le phénomène à des intensités beaucoup plus grandes ; il a trouvé qu'il y a un optimum d'intensité lumineuse, toujours très voisin de l'intensité maximum de la lumière solaire, dans un sens ou dans l'autre. A partir de cet optimum, l'éclairement augmentant encore, les dégagements gazeux ne diminuent pas, ils restent sensiblement constants, et cela jusqu'à des intensités cent fois, deux cents fois plus grandes que celle de la lumière directe. Le phénomène se continue de la sorte jusqu'à ce qu'une lumière extrêmement vive détruise la chlorophylle et fasse cesser la vie normale de la plante. Précédemment, M. Wolkoff (3), qui opérait à la lumière naturelle, mais tou-

(1) *Die Wirkung der Intensität des Lichtes auf die Kohlensäurezersetzung durch Pflanzen* (*Bull. de l'Acad. de Saint-Pétersbourg*, 1880).

(2) *Untersuchungen über die Einwirkung des Lichtes auf die Sauerstoffausscheidung der Pflanzen* (*Bot. Zeitg.*, 1883).

(3) *Einige Untersuchungen über die Wirkungen des Lichtes von verschiedener Intensität auf die Ausscheidung der Gase durch Wasserpflanzen* (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, 1866).

jours à une intensité inférieure à celle de la lumière solaire directe, et M. Van Tieghem (1), qui se servait d'une source artificielle, étaient arrivés à cette conclusion que l'émission de gaz augmentait toujours avec l'éclairement.

Je ne me suis pas proposé dans ce travail d'étudier l'influence de la lumière sur l'émission d'oxygène. Cependant je ne crois pas hors de propos de faire remarquer qu'il existe sans doute un lien étroit entre la quantité de carbone que la plante fixe dans ses tissus, et l'intensité de ses échanges gazeux avec l'atmosphère, un lien étroit, par conséquent, entre l'émission d'oxygène et le développement total de la plante. Or nous avons vu qu'au soleil le corps tout entier du végétal était beaucoup plus développé qu'à l'ombre. Ce résultat nous semblerait appuyer l'opinion des derniers botanistes que nous venons de citer, et la conclusion à laquelle nous sommes arrivés, nous pouvons l'énoncer de la façon suivante :

Toutes choses égales d'ailleurs, la plante acquiert un développement d'autant plus grand qu'elle est soumise à un éclairement plus intense. Il n'existe pas une intensité optimum inférieure à l'intensité de la lumière directe du soleil.

J'ai dit au début de ce travail que la connaissance des résultats produits par des différences dans l'intensité des diverses causes qui influent sur la vie des végétaux pourrait être utilisée si nous étions capables d'agir sur ces causes. Dans la pratique de la culture, il nous est souvent impossible de produire à volonté tel éclairement qu'il nous plairait. Mais nous pouvons du moins placer les plantes de façon à leur ménager le plus de lumière possible. Nous concluons donc qu'il est plus avantageux de disposer les plants ou les semis de manière que les individus qui en proviendront portent le moins d'ombre possible les uns sur les autres. De là l'utilité de mettre toujours entre eux un écartement convenable. Les

(1) *Respiration des plantes submergees à la lumière d'une bougie* (*Comptes rendus de l'Acad. des sc.*, 1869).

plantes seront moins nombreuses assurément que si on les rapprochait davantage, mais chacune sera plus vigoureuse, et que l'on cherche à y développer le feuillage, les fleurs ou les fruits, on obtiendra de plus beaux résultats.

Ce travail a été fait au laboratoire d'Organographie et de Physiologie végétales du Muséum d'histoire naturelle, sous la haute et bienveillante direction de M. le professeur Van Tieghem.

EXPLICATION DES PLANCHES.

LETTRES COMMUNES

S, figure empruntée à une feuille prise au soleil.
O, figure empruntée à une feuille prise à l'ombre.
ep. s., épiderme supérieur; — *ep. i.*, épiderme inférieur.
b, bois; — *l*, liber; — *pc*, péricycle; — *end.*, endoderme.
pp, parenchyme en palissade; — *pl.*, parenchyme lacuneux.
c, canal sécréteur.

PLANCHE IX

Au soleil.	A l'ombre.		
Figure 1	Figure 2	*Circæa lutetiana.*	Jeune feuille, épiderme inférieur.
— 3	— 4	—	Feuille adulte, épiderme inférieur.
— 5	— 6	—	Feuille adulte, épiderme supérieur.
— 7	— 8	—	Feuille adulte, coupe transversale du limbe.
— 9	— 10	*Hedera Regnoriana.*	Limbe, coupe transversale.
— 11	— 12	—	Épiderme supérieur.
— 13	— 14	—	Épiderme inférieur.
— 15	— 16	*Faba vulgaris.*	Limbe, coupe transversale.

PLANCHE X

— 17	— 18	*Ziziphus chinensis.* Épiderme supérieur.
— 19	— 20	
— 21	— 22	— Épiderme inférieur.
— 23	— 24	

Au soleil.	A l'ombre.	
Figure 25	Figure 26	*Tussilago Farfara*. Épiderme supérieur.
— 27	— 28	*Buxus sempervirens*. Épiderme supérieur.
— 29	— 30	— Épiderme inférieur.

PLANCHE XI

— 31	— 32	*Ligustrum vulgare*. Limbe, coupe transversale.
— 33	— 34	— Nervure médiane, coupe transversale.
— 35	— 36	*Helianthus lætiflorus*. Limbe, coupe transversale.
— 37	— 38	*Fragaria vesca*. Limbe, coupe transversale.
— 39	— 40	*Cerasus arduennensis*. Épiderme supérieur.

PLANCHE XII

— 41	— 42	*Marsilia elata*. Pétiole, coupe transversale.
— 43	— 44	*Glechoma hederacea*. Coupe transversale d'une portion de tige.

PLANCHE XIII

— 45	— 46	*Jasminum fruticans*. Tige, coupe transversale de l'écorce.
— 47	»	— Tige, coupe longitudinale de l'écorce.
— 48	»	*Eustrephus angustifolius*. Coupe transversale du limbe.
— 49	— 50	*Solidago canadensis*. Nervure médiane, coupe transversale.
— 51	— 52	*Boltonia glastifolia*. Coupe transversale du faisceau médian de la feuille.
— 53	— 54	*Pinus Pinaster*. Coupe transversale de l'entre-nœud hypocotylé (canal sécréteur).

PLANCHE XIV

Dans cette planche, les abscisses représentent les feuilles successives, et les ordonnées les dimensions des feuilles.

A. *Circæa lutetiana*. Surface des feuilles; 1 millimètre représente une surface de 40 millimètres carrés.

B. *Faba vulgaris*. Surface des feuilles; 1 millimètre représente 10 millimètres carrés.

C. *Helianthus lætiflorus*. Longueur des feuilles.

C'. — Largeur des feuilles.

Pour ces deux figures, 1 millimètre représente 2 millimètres de longueur ou de largeur.

D. *Solidago canadensis*. Surface des feuilles; 1 millimètre représente 10 millimètres carrés.

E. *Boltonia glastifolia*. *Id.*, *id.*

F. *Faba vulgaris*. Plantes croissant à un même éclairement, mais inégalement arrosées. — SH, sol humide. — SS, sol sec. — 1 millimètre représente une surface de 25 millimètres carrés.

TABLE DES ARTICLES

CONTENUS DANS CE VOLUME.

ORGANOGRAPHIE, ANATOMIE ET PHYSIOLOGIE VÉGÉTALES.

Recherches sur l'enroulement des vrilles, par M. Leclerc du Sablon... 5
Recherches sur la disposition des radicelles et des bourgeons dans les racines des Phanérogames, par M. Ph. Van Tieghem..... 130
Recherches sur quelques glandes épidermiques, par M. Vuillemin..... 152
Recherches morphologiques et physiologiques sur l'amidon et les grains de chlorophylle, par M. E. Belzung..... 179
Influence de la lumière sur la forme et la structure des feuilles, par M. L. Dufour..... 311

MONOGRAPHIES ET DESCRIPTIONS DE PLANTES.

Revision des Nostocacées hétérocystées contenues dans les principaux herbiers de France, par MM. Ed. Bornet et Ch. Flahault (*troisième fragment*)..... 65

TABLE DES MATIÈRES

PAR NOMS D'AUTEURS.

Pages.

BELZUNG (E.). — Recherches morphologiques et physiologiques sur l'amidon et les grains de chlorophylle..... 179

BORNET (Ed.). — Revision des Nostocacées hétérocystées contenues dans les principaux herbiers de France (*troisième fragment*)..... 65

DUFOUR (L.). — Influence de la lumière sur la forme et la structure des feuilles..... 311

Pages.

FLAHAULT (Ch.). — Voy. BORNET.

LECLERC DU SABLON (M.). — Recherches sur l'enroulement des vrilles..... 5

TIEGHEM (Ph. VAN). — Recherches sur la disposition des radicelles et des bourgeons dans les racines des Phanérogames. 130

VUILLEMIN (P.). — Recherches sur quelques glandes épidermiques..... 152

TABLE DES PLANCHES

CONTENUES DANS CE VOLUME.

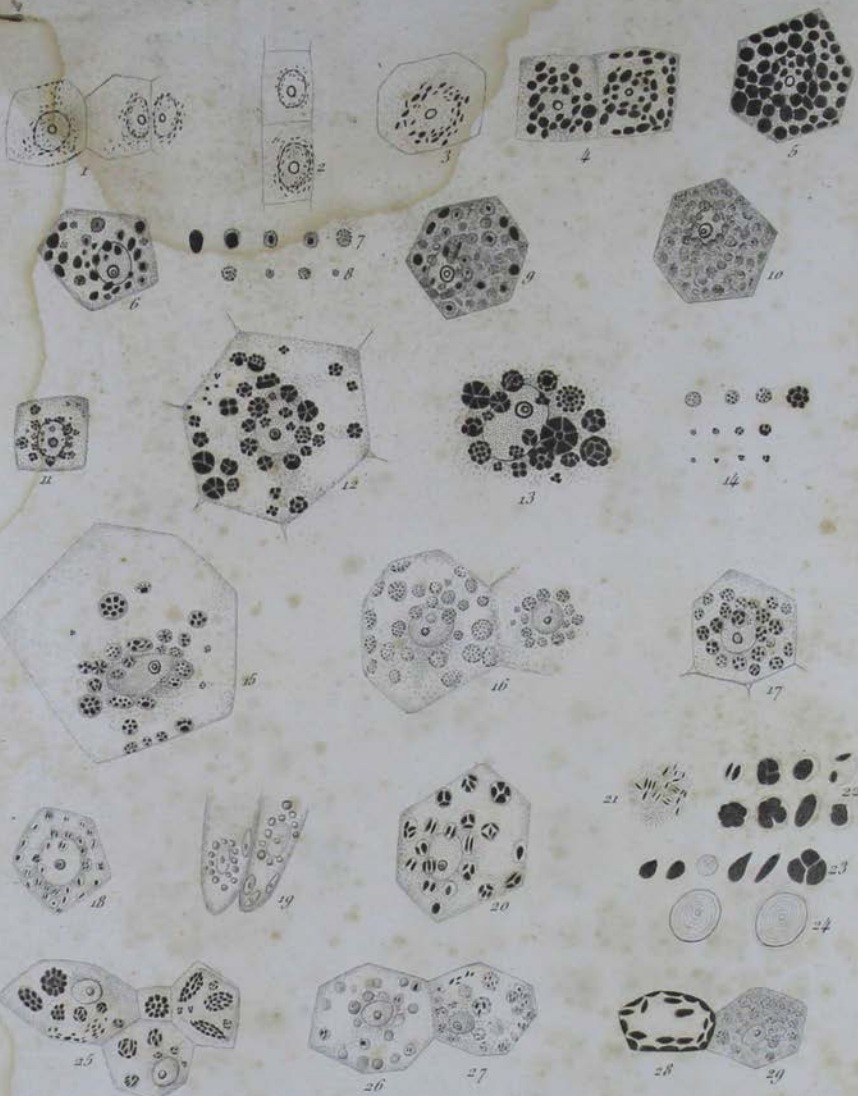
Planches 1 à 3. — Enroulement des vrilles.

Planche 4. — Glandes épidermiques des Plombaginées.

Planches 5 à 8. — Amidon et grains de chlorophylle.

Planches 9 à 14. — Influence de la lumière sur la structure des feuilles.

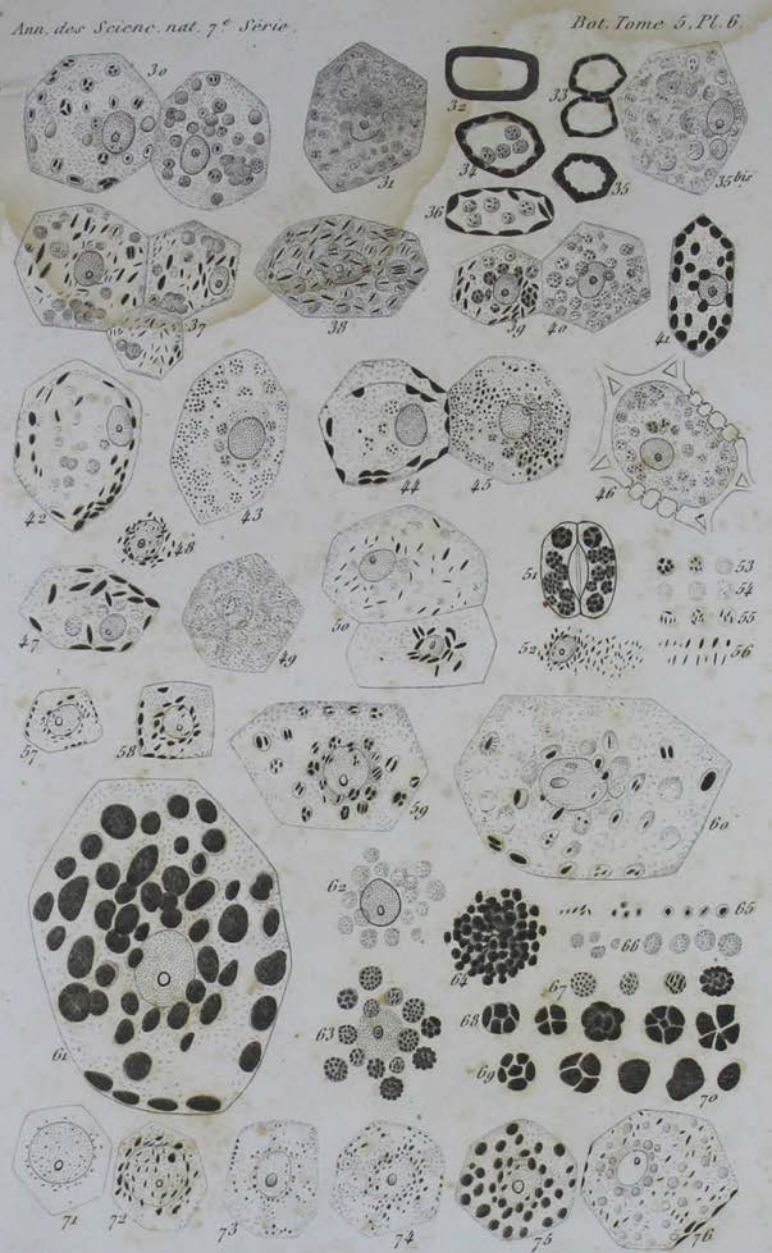
7799. — Bourloton. — Imprimeries réunies, A, rue Mignon, 2, Paris.



Belzung del. Pierre sc.

Phaseolus multiflorus (1–17). — Pisum sativum (18–24).
Cicer arietinum (25–29)

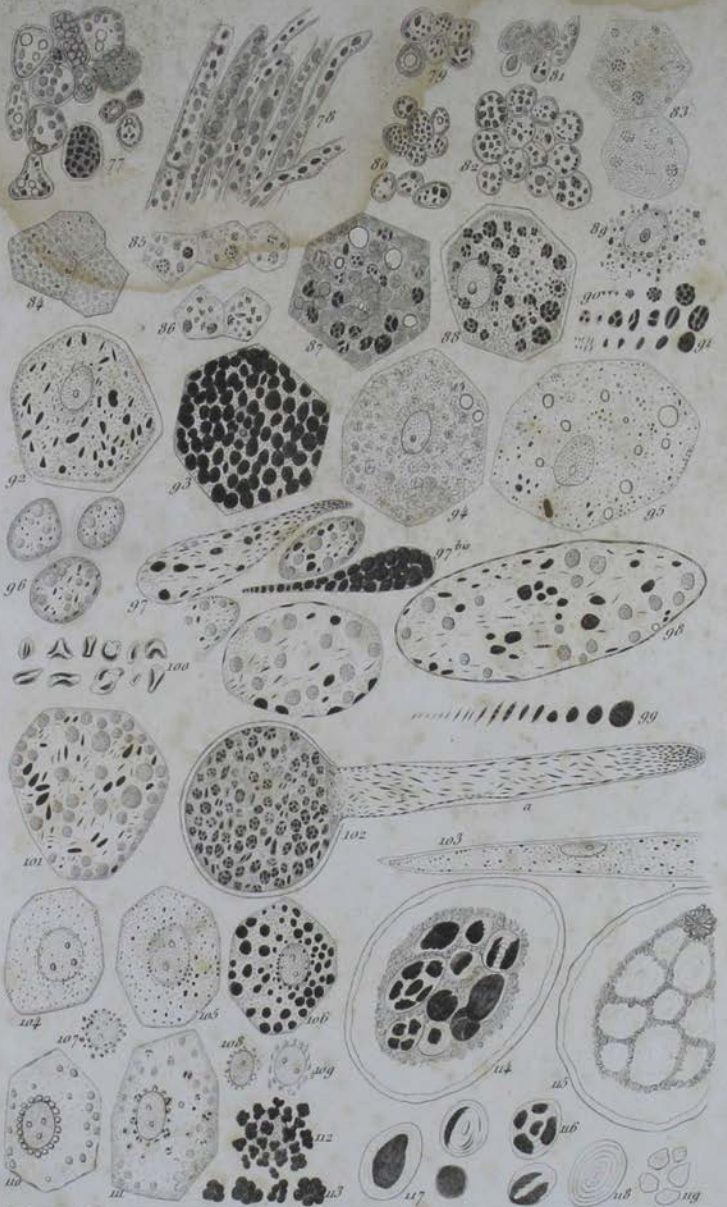
Imp. Lemercier et Cie Paris



Belzung del. Pierre sc.

Pinus pinea (30-35, 37, 38, 43-45, 53-56). — Ricinus communis (35 bis). — Lupinus albus (39, 42, 46). — Phaseolus multiflorus (36, 47-52). — Pisum sativum (57-61). Phaseolus vulgaris (62-70, 73, 74). — Lilium candidum (71, 72). — Cytisus laburnum (76).

Imp. Lemercier et Cie Paris.



Belzung del. Pierre sc.

Claviceps purpurea (77-82) _ Coprinus stercorarius (83-86) _ Pinus pinea (87-94) _ Ricinus communis (95) _ Sphærococcus (96-100) _ Cystoseira (101) _ Equisetum (102) _ Polygonatum vulgare (104-113) _ Phaseolus multiflorus (103, 114-119).

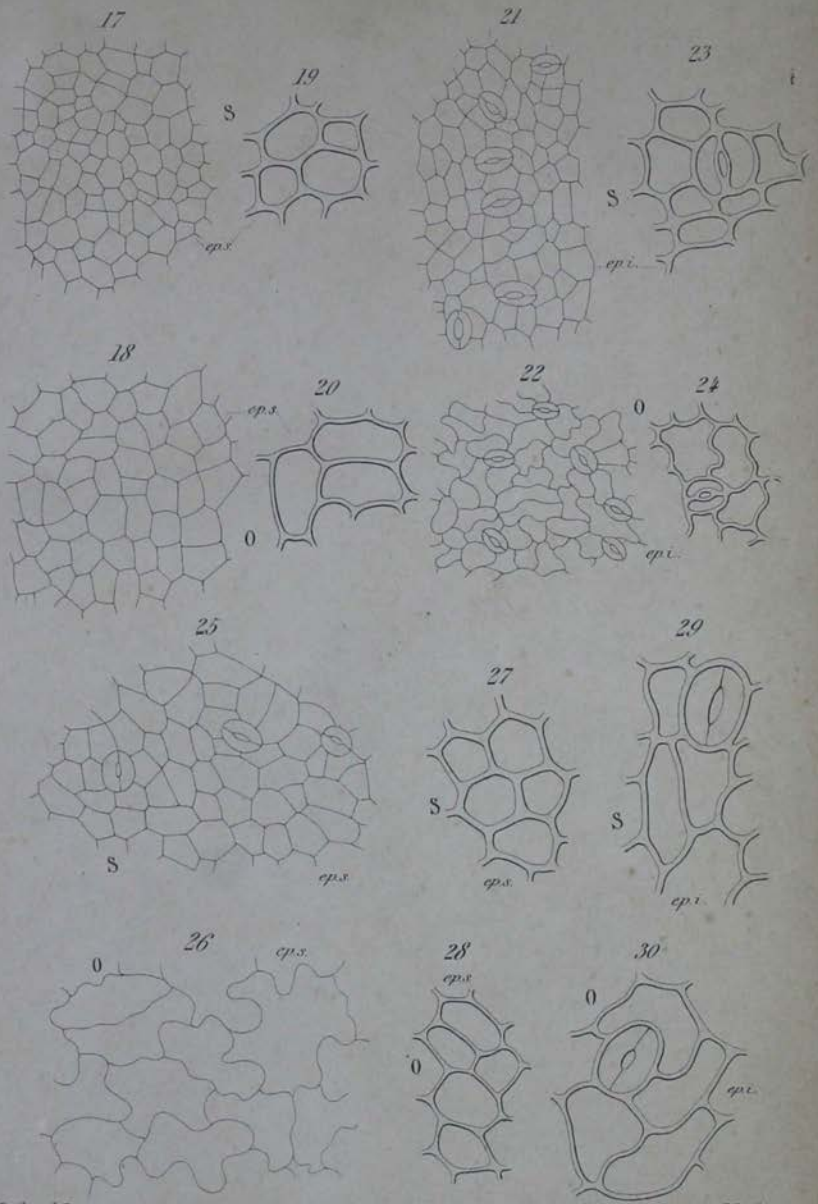
Imp. Lemercier et Cie Paris.

Belzung del. Pierre sc.

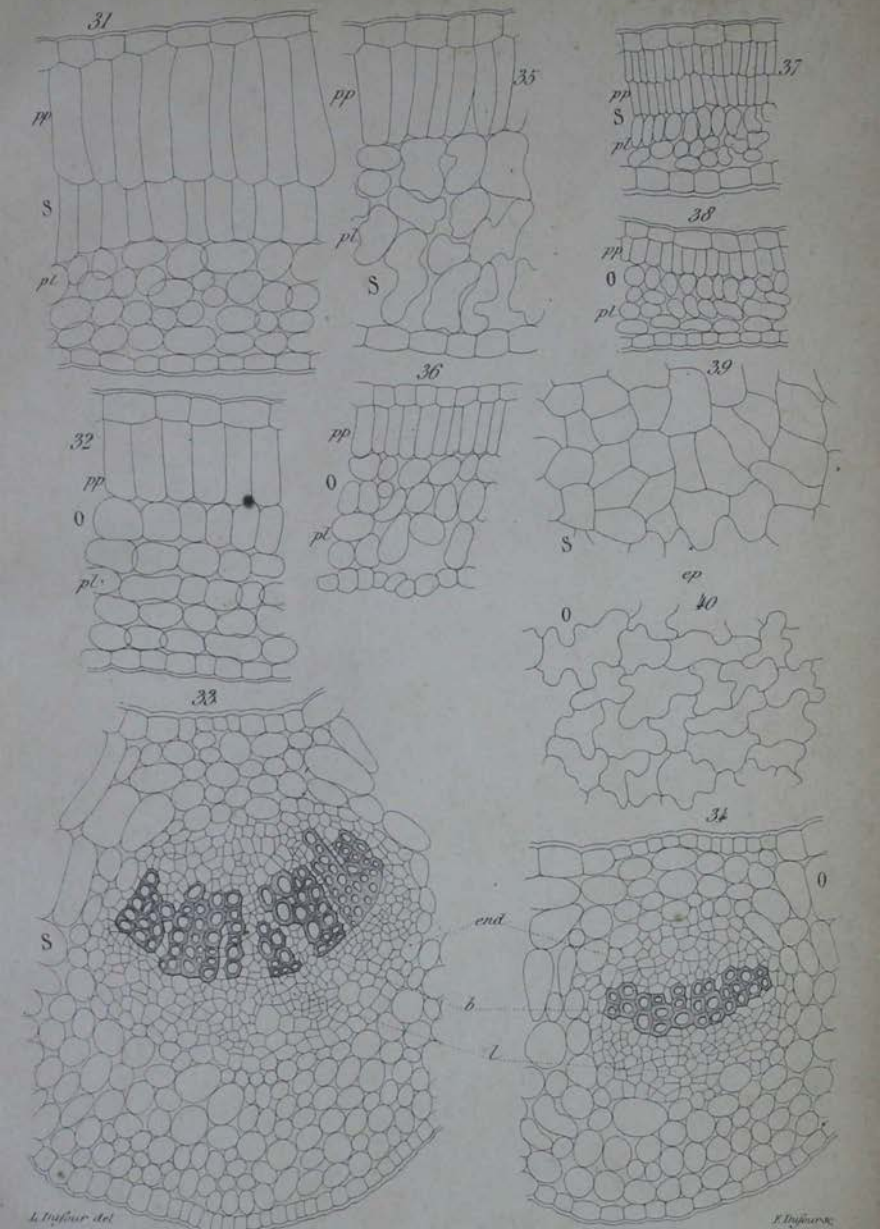
Solanum tuberosum (120, 122, 124, 127, 130, 132, 147) — Alstrœmeria psittacina (123, 125, 126, 131).

Imp. Lemercier et Cie Paris.

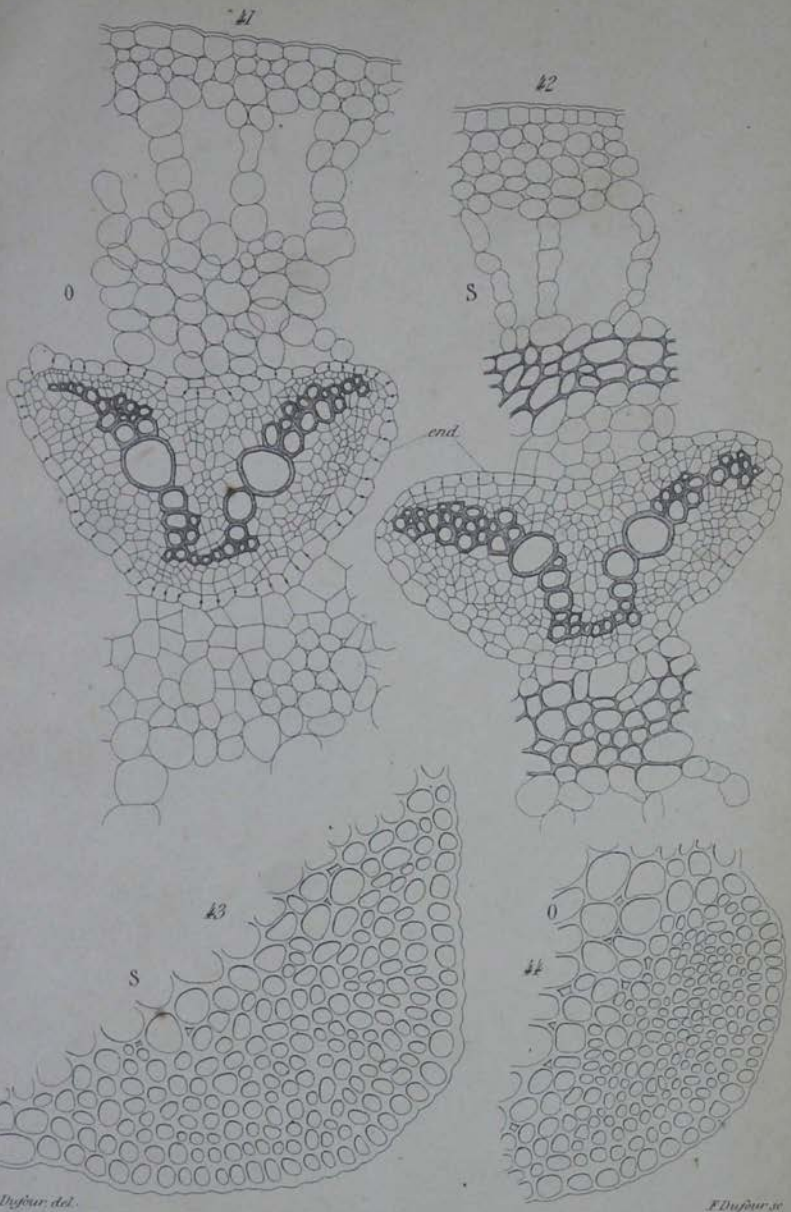
Circaea lutetiana (1-8). Hedera Regneriana (9-14).
Faba vulgaris (15-16).



Zizyphus chinensis (17-24). Tussilago Farfara (25-26). Buxus sempervirens (27-30).

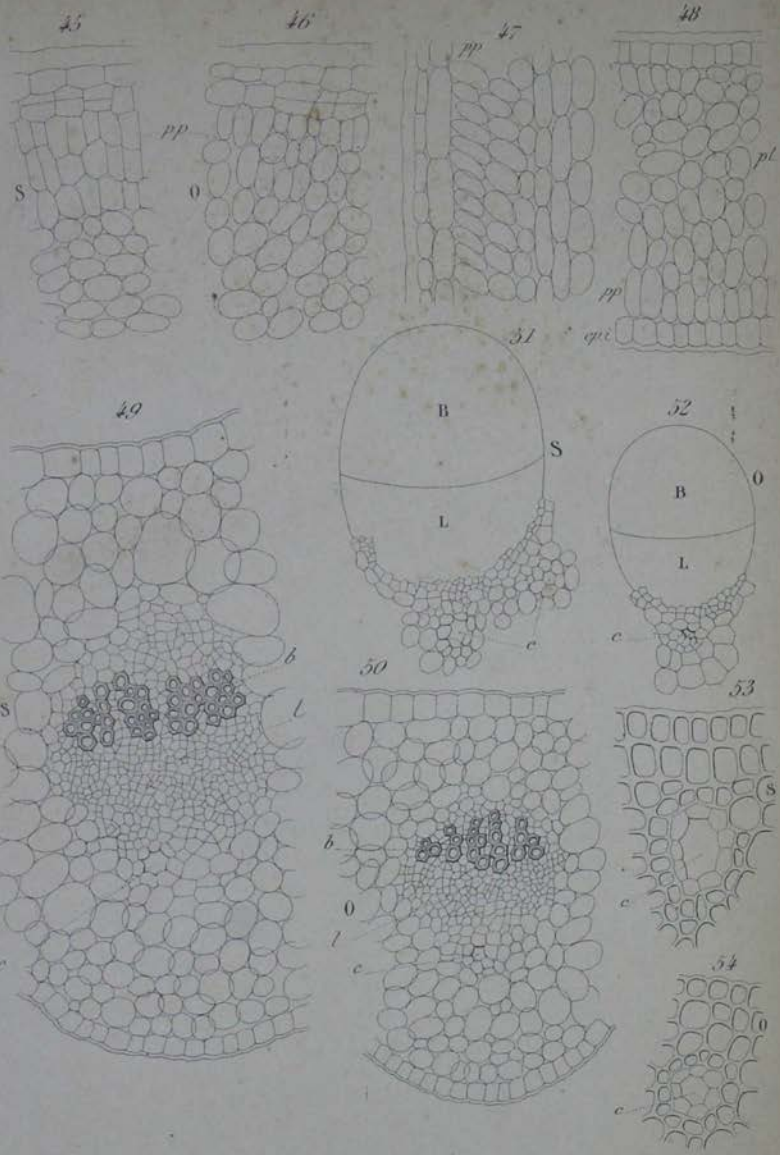


Ligustrum vulgare (31-34). Helianthus tuberosus (35-36).
Fragaria vesca (37-38). Cerasus arduennensis (39-40).



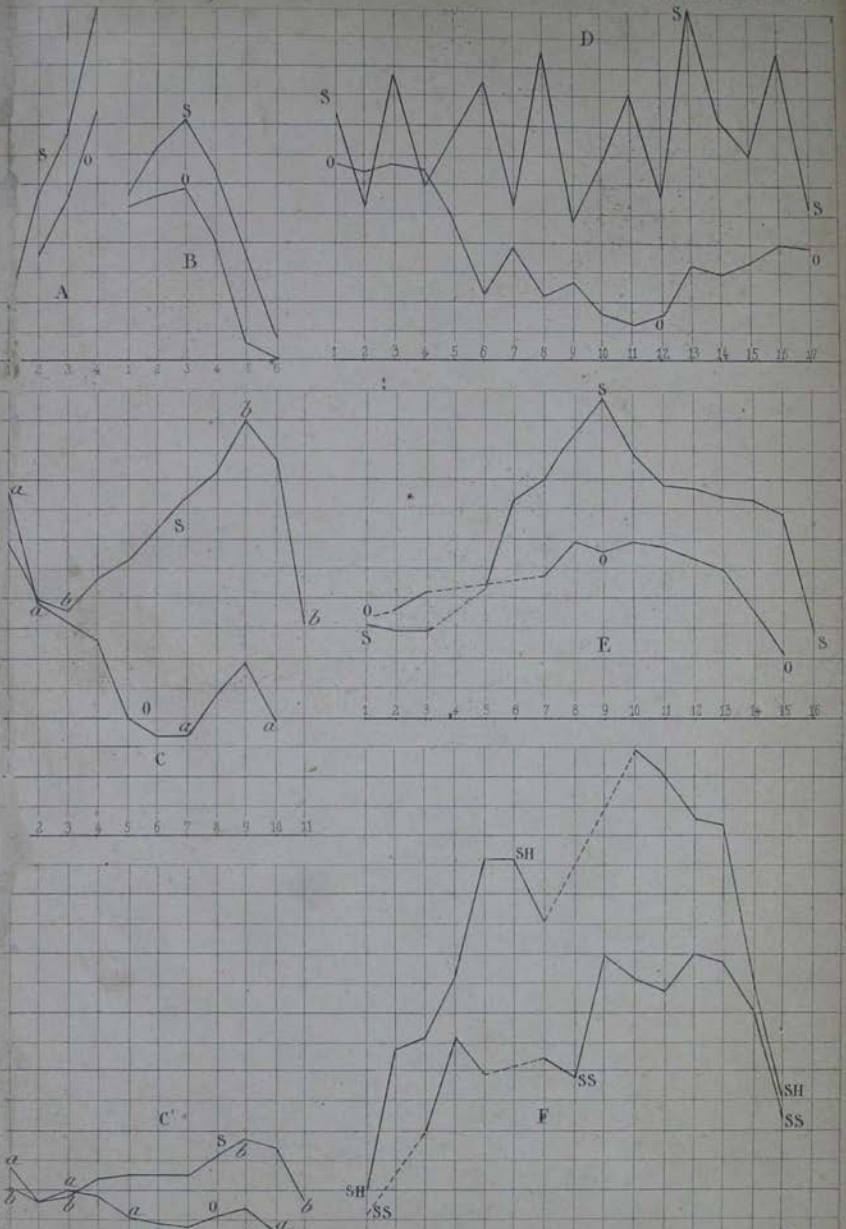
L. Dufour del. F. Dufour sc.

Marsilia elata (41-42). Glechoma hederacea (43-44).



L. Duffour del. F. Duffour sc.

Jasminum fruticans.(45-47) Eustrephus angustifolius.(48.)
Solidago canadensis.(49.50) Boltonia glastifolia (51-52)
Pinus Pinaster.(53-54).



A. *Circaea lutetiana* – B. *Faba vulgaris* – C et C. *Helianthus laetiflorus* –
D. *Solidago canadensis* – E. *Boltonia glastifolia* – F. *Faba vulgaris*.

00087816

Digitized with financial assistance from the
Government of Maharashtra
on 05 October, 2018